Frei 1913

Beiträge zur Kenntnis der Laminarien

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

von

Karl Killian
aus Zabern (Elsaß)

Mit 32 Textfiguren

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1911

Dekan:
Geh. Hofrat Professor Dr. Himstedt

Referent:
Professor Dr. Oltmanns

(Abdruck aus der Zeitschrift für Botanik, 3. Jahrgang, Heft 7)

Beiträge zur Kenntnis der Laminarien

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt

der hohen naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität zu Freiburg im Breisgau

von

Karl Killian
aus Zabern (Elsaß)

Mit 32 Textfiguren

ACAD. LUGD BAT. BIBL.

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1911

Meinen Eltern

gewidmet.

Beiträge zur Kenntnis der Laminarien.

Von

Karl Killian.

Mit 32 Figuren im Text.

A. Einleitung.

Arbeiten über Laminarien gibt es recht viele. Die ältesten befassen sich mit deren Systematik und Morphologie. Außer dem eigenartigen morphologischen Aufbau erregte auch die komplizierte Anatomie jener Algen Interesse. Von diesen Arbeiten soll in einem späteren Teil die Rede sein. Ebenso werden wir genauer diejenigen zu betrachten haben, welche physiologische Gesichtspunkte einführten und mit experimentellen Untersuchungen verbunden waren. Erwähnt sei dann noch die geographische und ökologische Beschreibung, welche die Laminarien erfuhren. Es scheint also das ganze Gebiet nach jeder Hinsicht durchsucht zu sein. Wenn trotzdem Herr Prof. Oltmanns mich mit der Aufgabe einer Neudurcharbeitung betraute, geschah das aus mehreren Gründen: Der komplizierte Gewebekörper der Laminarien war stets nur an älteren Exemplaren beschrieben worden, aber ein Schnitt durch spätere Stadien wird uns nie über die Entstehung und Zusammengehörigkeit der einzelnen Gewebe orientieren, denn hier sind hoch differenzierte Elemente und einfache bunt durcheinander gemengt. Nur die Beobachtung von den jüngsten Entwicklungsstadien an wird eine präzise Beschreibung ermöglichen. Es beständen wohl kaum alle Widersprüche, die sich in der Literatur finden, und es wären viele Spekulationen überflüssig geworden, wäre von vorneherein weniger lückenhaft untersucht worden. Die

[1]) Die Abbildungen wurden vom Verfasser angefertigt. Ihre Erklärung steht im Text.

Splitter geben kein Bild. Außerdem bestanden noch manche andere Unklarheiten in der Lebensgeschichte der Laminarien, so daß diese Arbeit wohl nicht zwecklos erscheinen wird.

Eingangs der Arbeit sei kurz unter Benutzung der von Oltmanns (1904) gegebenen Übersicht und an Hand von Grubers Präparaten (Fig. 1) die Anatomie eines Laminaria-Stammes ins Gedächtnis zurückgerufen: Zu unterscheiden ist die Rinde und der Zentralkörper. Die Rinde besteht aus annähernd isodiametrischen Zellen, der Zentralkörper dagegen baut

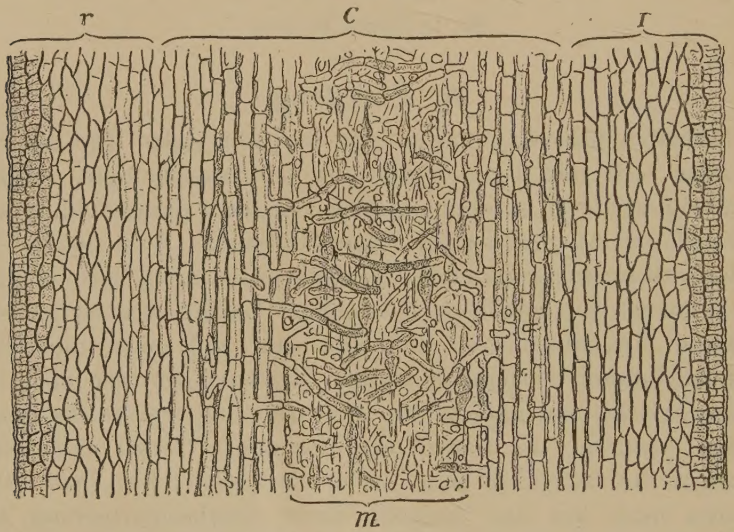

Fig. 1. n. Oltmanns. Längsschnitt durch den Stiel eines Laminaria-Keimlings (ca. 20 cm hoch). r = Rinde, c = Zentralkörper, m = Mark.

sich aus zwar verschiedenen, aber doch immer langgestreckten Zellen auf; unter diesen fallen die mittleren durch unregelmäßigen Verlauf, Auflockerung und das Vorhandensein von Querhyphen auf, wir nennen sie Mark. Der Übergang beider Teile erfolgt ganz allmählich, indem die Rindenzellen sich in die Länge strecken und damit zu Elementen des Zentralkörpers werden. Zunächst erscheinen die Wände der Innenrindenzellen stark verdickt, und weiterhin verfolgen wir, wie die gestreckten Zellen sich in ihren Längswänden allmählich voneinanderlösen. Das geschieht durch Verquellung und Verschleimung der Mittellamelle. Schließlich erscheinen die gestreckten Zellen weit von-

einander entfernt. Solche Gewebeelemente bilden das Mark. Die längsverlaufenden Markzellen liegen aber nicht isoliert, sie sind vielmehr durch Queranastomosen miteinander verknüpft. In den äußeren Zellen des Zentralkörpers ist die dicke Membran von Tüpfeln durchsetzt. Weiterhin beobachtet man zwischen den inneren Längsreihen Querkanäle, die anfangs einzellig sind; später, wenn die Zellen sehr weit auseinander geschoben werden, treten in den Kanälen Querwände auf, so daß nunmehr eine ganze Zellreihe, der Verbindungsfaden, zwei Längszellen verbindet (Fig. 17 u. 18). Weniger klar ist der Zusammenhang anderer querverlaufender Zellen, wie sie uns ein Längsschnitt durch einen älteren Stamm zeigt. Die fraglichen Gebilde sind durch ihre Verzweigung, die Form ihrer Zellen und ihre unregelmäßige Verflechtung ausgezeichnet. Sie werden in der Literatur vielfach als Hyphen bezeichnet. — Damit ist die Mannigfaltigkeit der Zellformen noch lange nicht erschöpft. Man erkennt allenthalben im Mark tubaförmige Zellen, deren Lumen sich außerordentlich verengen kann, und die besonders durch die zahlreichen Tüpfel der Querwände charakterisiert sind (Willes Siebröhren). Sie können sowohl vertikal verlaufen und schließen sich dann den Zellen der inneren Rinde an, als auch horizontal und schräg und erinnern dann mehr an die problematischen Hyphen und Querkanäle (Trumpet hyphae der amerikanischen Autoren). Alle diese Elemente sind nun in buntem Wechsel durcheinandergemischt (Fig. 21). Durch dieses Chaos, das durch die vielen Namen für ein und denselben Gegenstand nur vermehrt wurde, heißt es sich durchfinden.

B. Methodisches.

Mit Recht betont Wille besonders in seinen neueren Arbeiten immer wieder, daß eine anatomische Untersuchung speziell bei Laminarien nur an lebendem Material vorgenommen werden darf. Jedes Fixierungsmittel verändert die Membran, vor allem aber den Zellinhalt bedeutend. Auch Tobler gelangt (1909) zu dem Resultat, daß eine gute Fixierung einer schleimführenden Alge unmöglich sei. Daher wurde ein großer Teil der vorliegenden Arbeit am Meere in der biologischen Station zu Plymouth mit lebendem Material ausgeführt, resp. nachge-

prüft. — Ich weilte dort dank der liebenswürdigen Gastfreundschaft der britischen biologischen Gesellschaft vom Dezember 1909 bis März 1910; ich sammelte dort mein Material, setzte Kulturen an, vollendete meine anatomischen Untersuchungen und führte meine noch zu beschreibenden Experimente aus. — Manche Untersuchungen jedoch erfordern die genaue Kenntnis des ganzen Algenkörpers, m. a. W. es werden Serienschnitte nötig. Ebenso selbstverständlich ist es, daß ein Einblick in die Gewebe mikroskopischer Entwicklungsstadien nur durch Mikrotomarbeit ermöglicht wird. Da wird man Willes Forderungen unmöglich nachkommen können. Es ist speziell bei der vorliegenden Arbeit eine Untersuchung des Zellinhaltes von geringerem Interesse, hat doch Wille alles das an älteren Stadien recht ausführlich beschrieben.

Als Fixierungsmittel wurde Chromessigsäure verwandt (24-stündige Einwirkung bei ausgewachsenen Pflanzen, entsprechend kürzer für jüngere, bis zu 6 Stunden für mikroskopische Stadien), das Material hierauf 24 Stunden gewässert und in Alkohol übergeführt; nun wäre es recht schwierig, brauchbare Schnitte durch die eben noch sichtbaren. 1—2 Zellschichten dicken Pflänzchen herzustellen; daher wandte ich eine bei den Zoologen gebräuchliche Methode an, die schon Drew (1910) gute Dienste geleistet hatte. Mit dem Microtom wurden aus Glycogen-Leber Plättchen von 1 mm Dicke hergestellt und dann zu Würfelchen zerschnitten und auf diese die gefärbten Keimlinge mittelst Glycerin-Eiweiß befestigt. Nachdem die behandelten Algen mehrere Tage zwischen 2 Deckgläsern geglättet worden waren, wurden sie nach den üblichen Methoden in Paraffin eingebettet und zwar wurde das Zedernholz-Ölverfahren angewandt, um den Aufenthalt im Paraffin möglichst zu kürzen (Ruhland. Bot. Ztg. 1901. S. 188). Zum Färben eigneten sich am meisten: Safranin, Methylenblau und Delafields Haematoxylin; die beiden ersten Farbstoffe wurden nur in alkoholischer Lösung verwandt, um eine Quellung möglichst auszuschließen; sie leisteten gute Dienste da, wo es sich um die Färbung älterer Membranen handelte; für Keimlinge erwies sich jedoch Delafields Haematoxylin am brauchbarsten, das durch kein Einschlußmittel reduziert und extrahiert wird und mittelst Säure-Alkohol auf jede Nuance gebracht

werden kann. Es färbten sich damit Kerne und Wände. Wo es sich um die Isolierung einzelner Gewebeelemente handelte, wurde HCl-Alkohol angewandt, Quellen wurden mit Jodjodkali durchgeführt.

C. Kritische Betrachtung der Literatur über die Laminarien-Anatomie.

Prüft man zunächst kritisch das, was an anatomischen Untersuchungen über die Gewebe der Laminarien vorliegt, so kommt man zum Resultat, daß große Ähnlichkeiten im Aufbau der einzelnen Arten bestehen. Jedoch wird eine erdrückende Fülle von Einzelheiten in den verschiedenen Publikationen aufgeführt, ohne daß es möglich ist, sich ein klares Bild davon zu machen, wie das alles entsteht und miteinander zusammenhängt. —

Soweit es sich um die Beschreibung einfacher Gewebe, wie der Epidermis, handelt, bestehen kaum Meinungsverschiedenheiten, wenn auch die Autoren über deren Funktion etwas getrennter Ansicht sind. Das Gleiche gilt für den Aufbau der Rinde, die bei den verschiedenen Arten im Prinzip übereinzustimmen scheint. Als Gesamtresultat läßt sich Folgendes aussprechen: Nach Innen nehmen die Längsteilungen zu, es strecken sich die Zellen und verdicken ihre Wände, wobei die Poren deutlich werden. Anders ist es da, wo das zentrale Gewebe beschrieben wird. Die Entstehung der »Siebhyphen« und der »Querhyphen« erzeugte eine Flut der widersprechendsten Meinungen, jeder Autor hat seine eigenen Ansichten. Es möge nun eine nach historischen Gesichtspunkten geordnete Übersicht über die bestehende Literatur folgen.

Die ältesten Angaben sind die Kützings (1843), dessen Beschreibung der Anatomie von Fucus uns noch beschäftigen wird. Reinkes Ausführungen (1876) über die axilen Zellen, die »später in Hyphen auswachsen«, sind leider etwas knapp. Eingehender ist dagegen Wills Beschreibung (1884) des fraglichen Gewebes bei Makrocystis. Dieser Autor erkennt die allmähliche Entwicklung der zentralen Zellen aus der Epidermis als Bildungsgewebe, er unterscheidet bei ersteren zwischen kanalartigen Tüpfeln und eigentlichen hyphenartigen Auswüchsen; diese sollen aktiv zwischen den anderen Geweben hindurchwachsen und am Dickenwachstum durch Auseinanderdrängen beteiligt sein. W. beschreibt eingehend die Poren und die Siebröhren, als eine spezifische Gewebeart des Stammes, führt aber allerlei Wandstrukturen an, die wohl durch Quellung verursacht sind (cf. S. 457 dieser Arbeit).

Gleichzeitig mit Will erkennt auch Wille (1885) die Siebröhren. Auch er stellt sie den Rindenzellen als etwas in vieler Beziehung fremdartiges gegenüber. Außer den Siebröhren unterscheidet er noch Siebhyphen und Verbindungshyphen. Unter den ersteren versteht er Querverbindungen von ähnlicher Form wie die Siebröhren, als Verbindungshyphen dagegen bezeichnet er tonnenförmige Verbindungszellen, welche die Fähigkeit haben sollen, sich zwischen den älteren Geweben aktiv durchzuschlängeln und mit ihnen zu verschmelzen. Grabendörfer konnte (1885) zeigen, daß im wachsenden Thallus von Lessonia bedeutende Gewebeverschiebungen stattfinden müssen. Er sieht in der Epidermis den Ursprung der Rindenschichten, die ihrerseits nach Abgliederung von Hyphen in das Mark rücken; wenn er jedoch die blasigen Auftreibungen dieser Hyphen auf Druck zurückführt, so ist das weder bewiesen, noch kausal erklärt. Jedenfalls scheint die Funktion der äußeren Schicht als Zuwachsgewebe nunmehr allgemein angenommen, da sowohl Humphrey (1886) wie die späteren Autoren darüber gleicher Meinung sind. Wenig Klarheit bringt dagegen Olivers Arbeit (1887). Er beschreibt zuerst genauer, unter Einführung weiterer Namen, im Zentralgewebe von Makrocystis die »trumpet hyphae« und »true sieve hyphae« als ganz heterogene Dinge. Es soll die eine Art von Zellen, im Gegensatz zur anderen, deutliche Herkunft von den Rindenzellen aufweisen. Weiterhin beschreibt dann Barber (1889) für die Zentralgewebszellen das Aussenden von hyphenartigen Auswüchsen, die sich durch Querwände teilen; diese sollen jedoch da fehlen, wo Stamm und Blatt ineinander übergehen, weshalb dort auch kein Dickenwachstum stattfindet. Er überträgt Olivers Anschauung direkt auf Laminaria bulbosa, kann jedoch trumpet hyphae bei dieser Art nicht finden, was bei der offenbar grundlosen Trennung (cf. S. 460) nicht anders zu erwarten ist. — Eingehender werden dann die Gewebe der interkalaren Wachstumszone zwischen Stamm und Blatt von Rosenthal (1890) untersucht. Dieser Autor findet dort weit einfachere Verhältnisse wie im übrigen Thallus. Auch geht er auf das Entstehen der Querverbindungen ein und beschreibt einmal kurze Kanäle, die sich durch Auseinanderrücken der Längsreihen bilden, deren Wände gequollen sind. Außerdem bespricht er noch andere Arten von Kommunikationen, ohne sie leider systematisch von ihrer Entstehung an zu verfolgen. Wenn R. hier auch keine wesentlich größere Klarheit schafft, so ist doch wichtig, daß er konstatiert, daß diese neuen Verbindungen ganz ähnliche Ausgestaltung erfahren können, wie die Siebröhren, und daß dem Hyphengewebe keine wesentliche Rolle beim Dickenwachstum zukommt. Andererseits trennt er noch scharf zwischen Rindengewebe und Siebröhren, für welch letztere er Wandstrukturen beschreibt, die zweifellos Artefakte sind. Seine Arbeit bedeutet jedenfalls einen Fortschritt. — Setschell (1891) geht wiederum weiter als seine Vorgänger. Er sucht das Verständnis der komplizierten älteren Gewebe von Saccorhiza bulbosa durch den Vergleich mit den einfacher gebauten Keimlingen zu erleichtern. Er untersucht deren Entwicklung und findet, daß der Keimling ursprünglich eine Zellschicht dick ist; diese vermehrt sich durch Teilungen und differenziert sich derartig, so daß man, ebenso wie später für Laminaria digitata zu schildern sein wird, die Rinde vom Marke trennen kann. — Die Rindenzellen wandeln sich allmählich in das Mark um vermittelst der »Übergangszellen«. Die Verbindungen, die an diesen Übergangszellen auftreten, sind von zweierlei Art. Erstens werden neue Auszweigungen

(»Hyphen«) gebildet; zweitens werden die ursprünglich tüpfelartigen Verbindungsstellen zwischen zwei Zellen zu Röhren ausgezogen. Diese Röhren, die S. mit den Verbindungshyphen der übrigen Autoren indentifiziert, können sich zu freien Hyphen umbilden. Setschells Arbeit geht somit über die bloße Beschreibung anatomischer Präparate hinaus, und er legt die Grundlage für eine ontogenetische Untersuchungsweise der Laminarien. — Die Auffassungen, die Wille in seiner neueren Arbeit aus dem Jahre 1897 vertritt, weichen von seiner früheren bedeutend ab. Klar spricht er sich über die Bildung der echten Siebröhren aus. Nach ihm entstehen sie durch Umbildung von Rindenzellen, und diese Entwicklung wiederholt sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung. Dem Ursprunge nach seien alle Querverbindungen echte Hyphen. Dabei ist nicht berücksichtigt, daß Setschell eben erst gefunden hatte, daß zwischen den Elementen des Zentralgewebes doch von vorneherein Zusammenhänge bestehen und daß diese weitgehende Übereinstimmung mit den älteren Querverbindungen aufweisen. Sehr ausführlich äußert sich Wille dagegen über die weitere Ausgestaltung der Siebröhren und deren Funktion als Leitungszellen, wofür er mehrere Beweise gibt. Im Gegensatz zu diesen auf Beobachtungen beruhenden Ergebnissen führt Mac Millan (1899) Olivers Einteilung in trumpet hyphae und true sieve hyphae auch bei Nereocystis durch. Er konstatiert wesentliche Verschiedenheiten der beiden Zellarten hinsichtlich ihrer Lage, ihres Inhaltes und ihrer Verzweigung. Einzelheiten fallen hier aus, und nur soviel sei erwähnt, daß sich alles das wortwörtlich auf das Gewebe von Laminaria digitata übertragen ließe. Wie gezeigt werden soll, hat man es auch dort nicht mit 2 getrennten Gewebeelementen zu tun. Auch hier werden Setschells klare Resultate nicht berücksichtigt; die Nomenklatur wird nochmals geändert. Was schließlich die anderen Arbeiten anbetrifft, so bringen sie im Prinzip nichts Neues für die Kenntnis der Gewebeentwicklung. Drew (1910) z. B. setzt sich die genaue anatomische Beschreibung der von ihm untersuchten Gattungen nicht zur Aufgabe.

D. Eigene Untersuchungen.

1. Die embryonale Entwicklung von Laminaria digitata.

Die Untersuchungen erfolgten hauptsächlich an Laminaria digitata, außerdem an Laminaria saccharina und hyperborea, Saccorhiza bulbosa, Alaria esculenta und Eisenia arborea. Die Laminaria-Arten stammten teils von Plymouth, teils von Helgoland und Bergen, Saccorhiza von Penzance in Cornwall, Alaria von Roscoff in der Bretagne und Eisenia aus Japan. Zunächst galt es möglichst alle Stadien von Laminaria digitata zu sammeln. Die Zeit nach der Hauptfruktifikation, also im Januar, eignet sich dazu unzweifelhaft am besten. Denn um diese Zeit ist es nicht schwierig, Felsen zu finden, an denen sich junge Keimlinge in Menge angesiedelt hatten, und es war ein Leichtes, durch Abkratzen der ganzen Ectocarpeen- und Spongiendecke noch

viel jüngere, dem bloßen Auge nicht mehr sichtbare Stadien zu sammeln, die an der Basis älterer Pflanzen saßen. Die allerjüngsten Entwickelungsstufen konnten draußen nicht identifiziert werden; immerhin genügte das Material zu interessanten Vergleichen zwischen kultivierten und freiwachsenden Keimlingen.

Es sei im Folgenden auf das bisher Bekannte eingegangen. Laminarien-Keimlinge waren bis jetzt nur wenig beschrieben; eine einzelne Abbildung eines recht jungen Stadiums liefert Kützing[1] (1843) und Kuckuck (1894) bildet etwas ältere ab. Reinke beschreibt in seiner Arbeit (1903) die Keimlinge der verschiedensten Arten. Auch solche Arten, die im Alter sehr differenziert sind, zeigen Jugendstadien, die einander zum Verwechseln ähnlich sehen. Zum selben Resultat kommt Setschell (1905) für einige amerikanische Laminarien. Die ersten Versuche, die Zoosporen zur Keimung zu bringen, gehen auf Thuret (1850) zurück, der bei Laminaria saccharina die Schwärmer bis zur Bildung von langen farblosen Keimschläuchen brachte. Bei Laminaria bulbosa kam er indessen viel weiter; das wird an anderer Stelle zu erörtern sein. Dann kultivierte Williams (1900) unsere Algen. Vollständige Kulturen von Laminaria digitata und saccharina glückten aber erst Drew (1910) in neuerer Zeit. Dieser Autor beobachtete, daß jüngere Keimlinge, welche sich zufällig im Aquarium fanden, allmählich zu Grunde gingen; daher kultivierte er die Alge in einer besonderen Nährflüssigkeit, der Miquelschen, die sich bei der Kultur von Planktondiatomeen (Allen u. Nelson 1910) sehr gut bewährt hatte. War es doch gelungen, Rotalgen ohne sichtbare Schädigung jahrelang in derselben zu züchten. In seiner bekannten Arbeit weist schon Noll (92) darauf hin, daß der Nitrat- und Phosphatgehalt des natürlichen Seewassers für Kulturzwecke gesteigert werden müsse. Das ist nun bei dieser Lösung berücksichtigt, außerdem aber sind Salze zugegeben, welche nicht ausschließlich der Ernährung dienen sollen, sondern wahrscheinlich durch chemische Umsetzung »entgiftend« wirken. Das Nähere darüber findet man in der zitierten Arbeit von Allen und Nelson. Dank den Eigenschaften dieser Kulturflüssigkeit gelang es also Drew,

[1]) Die langen Fäden, die er neben den Keimling zeichnet, stammen wohl von einer anderen Alge und haben mit Laminaria nichts zu tun.

die Alge bis zu beträchtlicher Größe zu züchten. Nach seinen Vorschriften setzte auch ich Ende Dezember Kulturen an: 1 l Seewasser, das mit dem Berkefeld-Filter nach einer von Allen und Nelson (l. c. S. 433) angegebenen Methode besonders sorgfältig filtriert worden war, wurde mit 2 ccm folgender Lösung:

$NaNO_3$	2 gr.
KNO_3	2 „
NH_4No_3	1 „
Aq. dest	100 „

und mit 1 ccm einer anderen.

Na_2HPO_4	4 gr.
$CaCl_2$	4 „
$FeCl_3$ cryst. puriss .	2 „
HCl conc.	2 „
Aq. dest.	80 „

gemischt und damit Glasgefäße beschickt, die vorher durch Erhitzen sterilisiert worden waren. Fruktifizierende Thallusstücke von Laminaria digitata — natürlich wurden nur solche verwandt, die äußerlich keine Spur von Epiphyten aufwiesen — welche außerhalb der Bucht von Plymouth in reinem Wasser gesammelt worden waren, wurden mit sterilisiertem Wasser abgespült und in die Kulturflüssigkeit gelegt. Nicht wenige von diesen Kulturen gingen zu Grunde. Diejenigen aber, welche dauernd klar und relativ bakterienfrei blieben, wurden weiter verwandt. Aus diesen wurden mit Hilfe einer sterilisierten Pipette wenige Keime in einigen ccm der Lösung vom Boden her entnommen und in neue Nährflüssigkeit gebracht. Während Drews Kulturen schon nach 4 Wochen Anfänge der Keimung gezeigt hatten, entwickelten sich bei mir die eingebrachten Keime erst nach 6-7 Wochen. (Leider wurden auch hier manche Kulturen gestört durch üppige Entwickelung von fädigen Braunalgen.) Diese Unterschiede mögen daher kommen, daß die Reproduktionsperiode unserer Alge im Dezember schon ihrem Ende zugeht; ähnlich wie Williams es an Dictyota verfolgt hat, wird auch hier das Reproduktionsvermögen abnehmen.

Nach all den Erfahrungen, die Oltmanns (1892, 1895) Noll (1892) und zahlreiche andere Autoren gemacht haben, kann man

von vornherein nicht erwarten, in künstlichen Bedingungen Algen zu züchten, genau wie sie draußen vorkommen. Denn gar manches ist da anders, als in der freien Natur. Das ist schon zu häufig dargestellt, als daß ich darauf eingehen müßte. Vor allem kann das Lichtbedürfnis, der wichtigste Faktor für die Existenz der Algen, nie vollkommen befriedigt werden. Durch den Vergleich der im Freien gesammelten Keimlinge mit den kultivierten war es mir möglich, den Einfluß der Kulturbedingungen auf die jungen Stadien zu erkennen. Schon äußerlich zeigten die in künstlicher Bedingung aufgewachsenen Keimpflanzen (Fig. 2) eine weit blassere Farbe; dem entspricht es, daß sie zahlreiche und kleinere abgerundete Phaeophyllkörner aufwiesen im Vergleich zu den kantigen abgeplatteten und

Fig. 2. Kultivierter Keimling von Laminaria digitata (ca. 2 Monate alt).

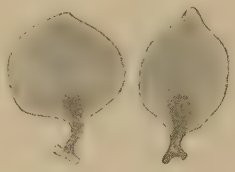

Fig. 3. Wildgewachsener Keimling von Laminaria digitata.

größeren der wildwachsenden. Besonders aber fiel die große Flächenentwickelung des Blattes in den Kulturen gegenüber dem kurzen, oft ganz fehlenden Stiele auf. Keimlinge natürlichen Standortes hatten häufig bei geringerer Flächenentwicklung des Blattes schon eine deutliche Haftscheibe und einen Stiel; Kulturexemplare, die ein Blatt von den gleichen Dimensionen aufwiesen, waren jedoch über die Befestigung mit Rhizoiden noch nicht hinausgekommen. Auch war das Zentralgewebe bei letzteren, trotz ihrer größeren Spreite, noch nicht so weit entwickelt, wie bei freigewachsenen Keimpflanzen (Abb. 3). Vergleicht man also beiderlei Keimlinge, die gleiches Alter haben, so lassen sich die Unterschiede kurz dahin zusammenfassen: Kulturexemplare zeigten in jedem Stadium ihrer Ausbildung gesteigerte Größenverhältnisse; das kann man wohl auf die reichlichere Ernährung zurückführen. Die regelmäßige,

zugespitzt ovale Form der Lamina kultivierter Formen, gegenüber der stets deformierten Gestalt bei freiwachsenden Individuen, weiterhin das lange Bestehen der Einschichtigkeit der Blattfläche und der primitiven Rhizoiden, spricht für den Einfluß des ruhigen Wassers. Man kennt ja auch bei Laminaria Saccharina eine forma Phyllitis, die sich durch die Schmächtigkeit ihrer Keimlinge auszeichnet; älter geworden, kann sie nach Kuckuck (1894) der Brandung nicht mehr standhalten, sie ist also ruhigen Standorten angepaßt. Ähnliche Unterschiede, wie man sie zwischen Formen ruhigeren und bewegteren Wassers finden kann, sollen uns im letzten Kapitel beschäftigen.

Die Beobachtungen Drews (1910) bezüglich der Keimung kann ich bestätigen. Dieser Autor glaubt nachgewiesen zu haben, daß die kleinen, aus dem Sporangium austretenden Schwärmer miteinander kopulieren und daß dann die Zygote sich mit einer Membran umgibt. Aus dieser so gebildeten Zelle entwickelt sich ein Fortsatz. In diesen wandert der ganze Inhalt des ursprünglichen Schwärmers ein und sammelt sich immer mehr an der wachsenden Spitze des Schlauches an. Dort wölbt sich eine große Kugel hervor, in die das Plasma eintritt; nachdem die Anschwellung durch eine Wand vom Schlauche getrennt ist, vergrößert sich die Kugel und ihre Chromatophoren, während die leere Wand des Schwärmers und des Schlauches abstirbt. Aus dieser so gebildeten Kugel entwickelt sich durch Längswände eine dem Substrat angeschmiegte Reihe von Zellen. Schon vor Drew war Williams (1900) mit seinen Laminarien-Kulturen zu folgenden Resultaten gekommen. Ich zitiere wörtlich: »The Zoospore comes to rest & assumes a spherical form. The single chloroplast divides in two. At the end of the tube a swelling is formed into wich all the contents migrate, & are shut off from the empty spore case and tube by a wall . . . .«

»In the enlargement the chloroplasts multiply, and additiononal eye spots appear on several, which howewer disappear after a few days. The newly separated cell now divides and forms a branched protonema — like structure.«

Noch ältere Angaben von Thuret (1850) besagen, daß Laminaria bulbosa ähnliche Schwärmer wie Laminaria digitata hat. Es bilden sich auch Keimschläuche und kugelförmige Zellen,

wie aber diese zusammenhängen, ist vorläufig nicht zu ersehen.

Ich selbst habe die allerersten Stufen der Keimung nicht gefunden, dagegen lagen mir die kriechenden Fäden vielfach vor; über deren weitere Entwicklung soll später berichtet werden.

Ist so von mehreren Seiten unabhängig das Resultat gewonnen, daß ein direktes Auswachsen des keimenden Schwärmers zur Keimpflanze nicht stattfindet, so wäre es wohl von Interesse, zu ermitteln, ob wir eine Analogie bei den übrigen braunen Algen finden. Anatomisch wird ja Chorda vielfach mit den Laminarien verglichen, und man hätte auch bei der Keimung bemerkenswerte Anklänge. Denn nach Reinke (1876) bildet sich aus dem keimenden Schwärmer »ein 3—4zelliges Protonema. Aus einer oder zwei Zellen desselben bilden sich Ausstülpungen, die sich segmentieren. Die unterste Zelle bleibt länger und durch die geringe Zahl der Chromatophoren blasser« (cf. S. 12 dieser Arbeit). — Gehen wir jetzt zur Entwicklungsgeschichte des Keimfadens über. Es bilden sich aus den einzelnen Zellen der Reihe senkrecht zu ihnen Auswüchse, in die wiederum der gesamte Inhalt einwandert; die Abbildung 4 zeigt mehrere Stadien dieser Entwicklung. Schließlich hat die ursprüngliche Zelle ihren Inhalt ganz in den Auswuchs entleert, und nun kann die Segmentation beginnen. Die ersten Stadien derselben fehlen mir leider; ich fand nur ein ovales Gebilde, das aus einer einzigen Zellreihe besteht, und diese geht nach unten über in einen Schlauch, dessen Membran dort etwas verschleimt, wo sie den oberen Zellkörper berührt. Das wäre die typische Grundform der jungen Laminarienpflanze (Fig. 4c).

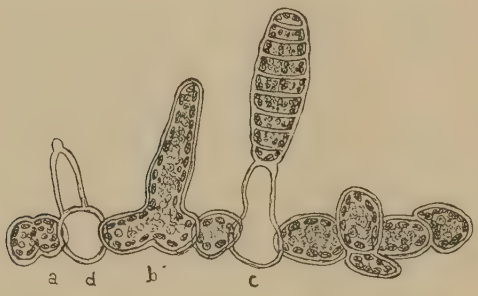

Fig. 4. Keimfaden von Laminaria digitata.

Schon der einreihige Keimling war ein wenig abgeflacht und es dauert nicht lange, so verbreitet er sich weiter zu einem

blättchenförmigen Gebilde. Diese Verbreiterung resultiert aus Längsteilungen, welche zunächst in der Mitte beginnen und dann auch gegen Basis und Spitze bemerkbar werden. Dabei bleibt das ganze Gebilde zunächst einschichtig. Im weiteren Verlauf der Ereignisse erscheinen die Teilungen an der Basis und an der Spitze des betreffenden Körperchens etwas verschieden. Davon an anderer Stelle. Der junge abgeflachte Thallus ist zunächst noch mit der farblosen Stielzelle verbunden. Später aber ist er mit echten Rhizoiden an dem Substrat befestigt. Die Auswechselung des einen Befestigungsmodus durch den anderen wurde nicht in allen Einzelheiten genau verfolgt, aber Drews wie meine Beobachtungen dürften doch kombiniert ein ziemlich genaues Bild der Sachlage geben. Die ursprüngliche Stielzelle verquillt, zumal an ihrem oberen Ende (Fig. 4d), und vielfach bleibt von ihr am Keimling nichts mehr weiter übrig, als einige Schleimfetzen. Aus den unteren Zellen der Keimpflanze wachsen Rhizoiden aus und setzen sich mit dem Substrat in Verbindung. Nach Drew wachsen dieselben manchmal in den Schlauch hinein.

Fig. 5. Keimling von Laminaria digitata.

Jedenfalls löst sich der Keimling los von seiner ursprünglichen Unterlage. Einen solchen Keimling, der ein Rhizoid getrieben hat, soll Fig. 5 darstellen. Später genügt nun das eine Rhizoid nicht mehr, es wächst eine 2. Zelle zu einem solchen aus, bald darauf eine weitere und schließlich hat man ein ganzes Büschel von Wurzelhaaren.

An dieser Stelle mag daran erinnert sein, daß ebenso auch bei Chorda der Keimfaden zugrunde geht und mutatis mutandis aus der Basis des Keimlings, der ursprünglich mit demselben verbunden war, Wurzelhaare entspringen. — Es sei nun auf die Teilungen des oberen Endes eingegangen, die in ziemlich regelmäßiger Weise sich abspielen.

Der jugendliche Keimling halbiert seine Apikalzelle durch eine gerade oder schiefe Längswand; die eine, manchmal größere Hälfte, wird ihrerseits durch eine zweite longitudinale Teilung zerlegt, so daß der Scheitel regelmäßig dreizellig ist. Hierauf halbiert sich die mittlere Zelle wieder durch eine Quer- oder

Längswand und auch die seitlichen werden aufgeteilt (Fig. 6). Aber immer noch erinnern die 2 seitlich gelegenen keilförmigen Zellen an die Entstehung der ganzen apikalen Querreihe aus 2 Zellen. Sind die oberen Querreihen endlich 8zellig geworden, so wird die Anordnung der Elemente allmählich unregelmäßig; ich verfolgte dieselbe Schritt für Schritt.

Alles in allem läßt sich feststellen: die embryonalen Entwicklungsstadien von Laminaria digitata werden besonders anfangs mit ziemlicher Regelmäßigkeit durchlaufen; das kann man deutlich an den Teilungen der Spitze verfolgen. Damit ist nicht gesagt, daß ihnen ein großer Wert für phylogenetische Schlüsse zukommt. Denn auch die Längsschnitte, wie sie Oltmanns (1892) für Fucus gibt, weisen viel Ähnlichkeit damit auf. Als Unterschied muß eben betont werden, daß man es dort mit einem keulenförmigen Gebilde zu tun hat; ähnlich ist auch Thurets Abbildung einer keimenden Laminaria bulbosa (1850). Die Jugendstadien von Chorda filum beginnen zwar auch mit einer einschichtigen Zellreihe, weichen aber später mit ihrem haarartigen Scheitel stark von diesem Schema ab.

Fig. 6. Keimling von Laminaria digitata.

2. Die postembryonale Entwicklung von Laminaria digitata.

a) Stamm und Blatt.

Infolge der mehrfach beschriebenen Teilungen behalten die jungen Keimlinge die Form einer ovalen Fläche zunächst bei. Später aber, wenn sie Dimensionen über 1 mm (in meinen Kulturen!) erreicht haben, beginnt an der Basis die Differenzierung eines Stieles. Derselbe kann recht verschiedene Dimensionen erreichen, zuweilen ist er stark entwickelt, zuweilen recht schwach. Ebenso tritt eine Verbreiterung der Pflanze in der mittleren Region ein, so daß diese fast kreisförmigen Umriß gewinnen würde, wenn nicht vorläufig an derselben oben eine Spitze scharf abgesetzt bliebe. Hand in Hand mit dieser Verbreiterung des Thallus und Ausbildung des Stieles geht eine Differenzierung der Gewebe. — Zunächst sei die Außenschicht besprochen. Betrachten wir die Region des Keimlings, welche an der Grenze zwischen Stiel und Spreite liegt, so sieht man,

daß dort Teilungen in den Horizontalen besonders häufig sind; es ist dies die Differenzierung des interkalaren Vegetationspunktes. Das war schon in jüngeren Keimlingen erkennbar, wenn auch weniger deutlich.

Andrerseits zeigt die Untersuchung des Randes, daß sich auch dort ein Meristem entwickelt hat.

Das soll Fig. 7 zeigen. Dieselbe stellt den Rand eines Keimlings dar, und zwar die Stelle, die in Fig. 2 mit einem Quadrate umrahmt ist. Zunächst sieht man (bei i) an der Grenze zwischen Stiel und Blatt eine Zone, welche deutlich an den zahlreichen radialen Wänden erkannt werden kann, die natürlich häufigen Teilungen ihr Dasein verdanken. Gehen wir weiter am Rande aufwärts, so liegt hier zunächst eine Gewebezone, die sich auch noch intensiv teilt, und wenn wir an die vorhin erwähnte Spitze kommen, so finden wir die Teilungen dort wieder weniger; die Spitze hat also vorläufig nicht die Teilungen erfahren, welche den Rand des Blattes auszeichnen.

Fig. 7. Blattrand eines Keimlings von Laminaria digitata.

Das alles entspricht der Tatsache, daß in den jüngsten Keimungsstufen die ersten Längsteilungen in der Mitte auftraten. Der Rest embryonaler Gewebeentwicklung an der Spitze wird nun im Laufe der weiteren Ausbildung immer mehr verdrängt, indem das Randmeristem sich immer weiter nach oben ausbreitet. Das konnte an wildwachsenden wie an kultivierten Keimlingen beobachtet werden. Nur ist für erstere charakteristisch, daß das Randmeristem an viel früheren Stadien sich entwickelt.

Die embryonale Entwicklung ist dann vollendet, wenn 1. das ganze Blatt von einer Schicht gleichartiger Zellen umsäumt wird (wie sie in Fig. 7 von b aus nach aufwärts beginnen), 2. wenn der interkalare Vegetationspunkt sich lokalisiert hat. Beide Meristeme sorgen nunmehr in erster Linie für die Größenzunahme der Pflanze; der interkalare Vegetationspunkt ermög-

licht das Wachstum von Blatt und Stamm in die Länge, das Randmeristem vergrößert die Blattfläche in die Breite. — Damit ist nun nicht gesagt, daß die anderen Teile des Thallus für den weiteren Aufbau keine Rolle spielen. In Wirklichkeit verhält es sich so, daß alle Epidermiszellen in steter Aufteilung nach allen Richtungen begriffen sind, sowohl parallel wie senkrecht zur Ebene des Blattes, zur Ebene des Blattes, nur nimmt naturgemäß die Energie der Teilung zu bei Annäherung an die Übergangsregion. So kommt es, daß von der regelmäßigen Anordnung der Epidermiszellen in Reihen, wie sie für die embryonalen Stadien charakteristisch war, nichts mehr zu bemerken ist. Meist zerfallen die größeren Zellen des Blattes in 4 kleinere; im jungen Stamm andererseits, wo ein Wachstum vorläufig besonders in die Länge stattfindet, überwiegen Längsteilungen. — Betrachten wir nun die Entstehung der inneren Gewebe. Längsschnitte zeigen, wie Drew (1910) und vor ihm schon Kuckuck (1895) an Laminaria Phyllitis abbildet, daß die Blattspitze ihre Einzelligkeit bewahrt, während nach der Mitte mehrere Zellagen sichtbar werden; die Fläche wird dort zunächst zweischichtig und bald darauf dreischichtig (Fig. 8); von den 3 Schichten weist die mittlere relativ große, die beiden äußeren relativ kleine Zellen auf. Dieses dreischichtige Stadium dauert nicht lange, sondern es tritt bald durch Teilungen parallel zur Oberfläche 4-Schichtigkeit ein (wie es etwa die Fig. 8 wiedergibt).

Fig. 8. Längsschnitt durch die Spitze eines Keimlings von Laminaria digitata.

Die 4-Schichtigkeit bleibt naturgemäß auch nicht lange erhalten, sondern es bilden sich bald mehr Zellreihen aus. Dies erfolgt dadurch, daß die Epidermiszellen durch Teilung neuen Rindenschichten ihren Ursprung geben und diese ihrerseits sich in Zentralgewebe umwandeln. Schon in dem 4-schichtigen Stadium (Fig. 8) wiesen die innersten Reihen bedeutende Streckung ihren peripheren Mutterzellen gegenüber auf; es verschleimen die Mittellamellen, wodurch Intercellularen entstehen und das ganze innere Gewebe löst sich in Einzelreihen auf. — Wenn nachher Stamm und Blatt sich deutlich gliedern, so wiederholt

sich diese Umwandlung von einschichtigem Gewebe zu differenziertem Rinden- und Zentralgewebe immer wieder. Dies erfolgt von der Blattbasis aus fortschreitend apikalwärts, so daß schließlich nur noch wenige Schichten die Einzelligkeit bewahren; natürlich bleibt das Randmeristem am längsten einschichtig. Schon äußerlich läßt sich diese Gewebedifferenzierung erkennen. Denn ein Vergleich verschiedener Stadien von Keimpflanzen zeigt schon dem unbewaffneten Auge, wie eine dunkle Zone sich vom Blattstiel immer weiter nach oben hin ausbreitet. Diese deutet darauf hin, daß das zentrale Gewebe sich entwickelt hat, das sich ja durch seine starke Lichtbrechung infolge der Verschleimung auszeichnet[1]. Diese geschilderten Teilungen fallen nun im Stiele wie im Blatt im Prinzip gleich aus. Überall gliedern sich von den äußeren Geweben die inneren ab; zu berücksichtigen ist, daß diese zentralen Elemente sich nicht mehr in die Länge teilen, wenn sie einmal auseinandergewichen sind. Die Folge wird sein: Im Stiele, der sich relativ langsam in die Breite entwickelt, bleiben die Reihen des neugebildeten innersten Gewebes nahe bei einander; im Blatte dagegen, wo das Breitenwachstum stark überwiegt, werden die Längsreihen immer mehr auseinander gezerrt. Ein Flächenschnitt weicht

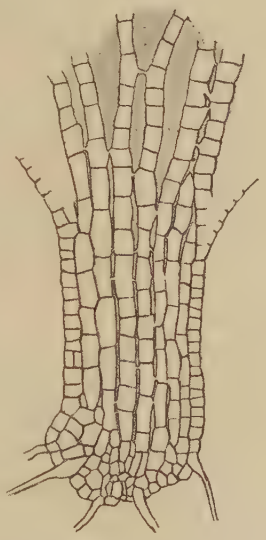

Fig. 9. Flächenschnitt durch Stamm und Blattbasis eines Keimlings von Laminaria digitata von ca. 2 mm Länge.

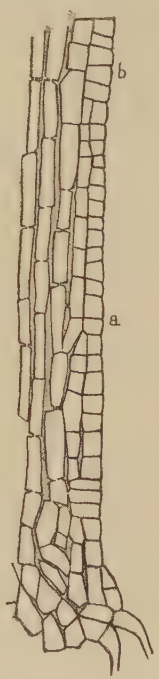

Fig. 10. Längsschnitt durch den unteren Teil eines gleichaltrigen Keimlings.

[1]) Erwähnt mag sein, daß noch ältere Keimlinge mehrere solche Zonen mit abnehmender Dunkelfärbung nach dem Rande zu erkennen lassen, was mit der regelmäßigen Zunahme der Schichtenzahl zusammenhängt.

demnach im Blatte (Fig. 9 oben) recht erheblich von einem Längsschnitt (Fig. 8) ab, während man bei beiden Schnitten im Stamme (Fig. 9, unterer Teil und Fig. 10) das Gleiche sieht. Deutlich ist in Fig. 9 das fächerförmige Auseinanderstrahlen der längs verlaufenden Zellreihen im Blatte zu erkennen. Außerdem sieht man in dieser Figur, wie der Längsdurchmesser dieser Zentralzellen nach den Rhizoiden hin allmählich abnimmt. Dieselben teilen sich reichlicher quer und es biegen die Reihen senkrecht zur Stieloberfläche um, deren äußerste Zellen nun zu Wurzelhaaren auswachsen. Diese allmähliche Aufteilung des mittleren Gewebes nach der Stammbasis brachte Drew zu der Ansicht, es wüchsen von einem Vegetationspunkt bei den Rhizoiden Reihen von verlängerten Zellen aufwärts zwischen dem Rindengewebe hindurch. Doch wo man deren Ursprung aus den Rindenelementen so deutlich erkennen kann, scheint mir das wenig wahrscheinlich.

Der anatomische Aufbau wäre nun kaum so mißverstanden worden, wenn dies alles so einfach bliebe. Als weitere Komplikation tritt hinzu, daß 1. zwischen den Reihen des innersten Gewebes Verbindungen schon existierten, 2. solche neu gebildet werden.

Was die ursprünglichen Verbindungen anbetrifft, so bemerken wir da zunächst einmal Poren; diese können schon in den äußeren Schichten mit einiger Sicherheit nachgewiesen werden; deutlicher treten sie in die Erscheinung, wenn die Reihen des inneren Gewebes auseinander weichen, denn dort werden sie etwas ausgezogen (Fig. 9 oben). Dauernd erhalten bleiben sie aber kaum; denn lange dünne Kanäle, welche bei weiterem Auseinanderweichen der Gewebe entstehen, sah ich niemals. Statt dessen bemerkt man häufiger papillenförmige Vorwölbungen an den Längswänden der Markzellen; diese treten zuweilen in der Mitte der Längswände auf, meistens finden sie sich jedoch an den Querwänden, und dort werden sie durch eine schräggestellte Wand herausgeschnitten (Fig. 11 u. 12 bei a). — Besonders findet man solche Papillen an 2 einander gegenüberliegenden Zellen der Längsreihen paarweise auftreten, als ob es sich um eine Konjugation handle (Fig. 12 bei b). Tatsächlich entsenden jene Zellen auch Fortsätze gegeneinander

und verwachsen miteinander. Die Kerne wandern dabei meistens gegen das Vorderende und erwecken um so mehr den Verdacht, daß nun eine regelrechte Kopulation stattfinden solle. Der Eindruck einer solchen wird dadurch vermehrt, daß sich an den Berührungsstellen die Wände auflösen. Das erkennt man unschwer in Fig. 13, an der noch Einschnürungen, die Reste der Querwände, sichtbar sind. Später verschwindet die

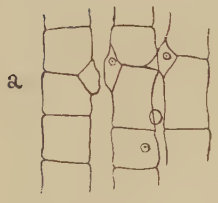

Fig. 11.

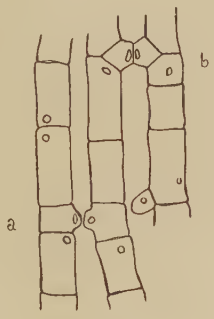

Fig. 12.

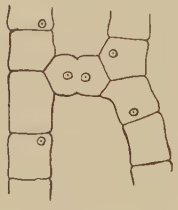

Fig. 13.

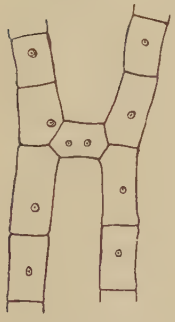

Fig. 14.

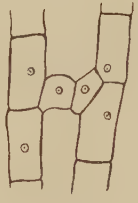

Fig. 15.

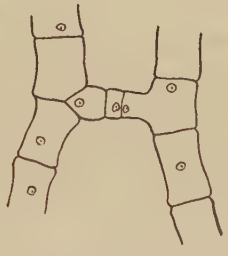

Fig. 16.

Figg. 11—16. Entstehung der Querverbindungen im Keimling von Laminaria digitata.

Einschnürung und wir haben nun eine einzige Zelle (Fig. 14) mit 2 Kernen. Diese Kerne aber verschmelzen niemals und somit kann man nur von einer Fusion reden. Ist eine vorläufige Vereinigung der ursprünglich getrennten Zellen erfolgt, so beginnen nun Teilungen in denselben. Es treten wieder Querwände in denselben auf und die beiden Kerne der Fusionszellen werden in diesen Zellen verteilt. Nicht immer zeigen die beiden Fusionszellen gleiche Geschwindigkeit des Wachstums.

Manchmal findet schon Verschmelzung statt, bevor die eine richtig ausgewachsen ist (Fig. 15). — Die geschilderte Verbindung der zentralen Längszellen erfolgt nun da, wo dieselben zwar auseinander gewichen sind, aber noch nahe beieinander liegen. Das ist nach unserer Beschreibung der Fall in den zentralen Zellen des ganz jungen Stieles, wie auch da, wo die jungen Blätter mehrschichtig werden. Fügen nun dort die Epidermiszellen dem zentralen Gewebe neue Längsreihen zu, so treten auch in diesen neue Verbindungen auf. Aus der Zellvermehrung ergibt sich, daß die Querverbindungen, die ursprünglich kurz sind, auch relativ kurz bleiben können, wenn die Längszellen sich nicht weit voneinander entfernen. Nur da, wo diese Längszellen durch das Wachstum des ganzen Blattes weit auseinander gezerrt werden, folgen die Querverbindungen dem Breitenwachstum dadurch, daß sie sich durch neue Teilungen vermehren (Fig. 16). So wird es verständlich, daß die Querverbindungen bei Keimlingen mit breiten Blättern meist mehr Zellen aufweisen wie bei schmalblättrigen.

Nach allem, was ich gesagt habe, würden wir im Blatt ein ziemlich regelmäßiges Maschenwerk von Zellen erwarten, wenn wir einen Schnitt parallel zur Fläche herstellen. Eine gewisse Regelmäßigkeit ist auch vorhanden, was wir in Fig. 17 wiedergeben, aber die Dinge sind nicht immer so; auf einer weiteren Entwickelungsstufe wird das »Zellnetz« viel unregelmäßiger. Das hat seinen Grund in der außerordentlichen Verbreiterung die es in der Richtung der Blattfläche erfährt; da es außerdem noch überall Verbindungen mit den peripheren Schichten aufweist, so erleidet es ganz unregelmäßige Zerrungen und Dehnungen. Durch die nachträglichen Veränderungen können einerseits die beschriebenen Querverbindungen vertikal gestellt werden, andererseits die ursprünglich »längsgehenden« Zellen horizontal umgelegt werden. Somit können schließlich weder durch den Verlauf, noch auch durch die Umrisse beide Elemente im mittleren Blatt identifiziert werden. Fig. 18 zeigt eine solche »quere« Verbindung von 15 Zellen, die durch einen glücklichen Zufall in einem einzigen Schnitt verfolgt werden konnte. —

Es darf nicht verschwiegen werden, daß gerade an solchen Stellen, wo sich eben die Zentralzellen durch Auseinanderweichen

differenzieren, Stadien der Querverbindungen vorkommen, bei denen man zweifelhaft sein kann, ob sie noch ursprüngliche Tüpfelverbindungen oder schon Verschmelzungen bedeuten. Natürlich steht dem a priori nichts entgegen, daß beim weiteren Auseinanderweichen der Zellreihen die Tüpfel nicht reißen, wie vorhin erwähnt wurde, sondern etwa die Wand an der Verbindungsstelle zu einem Kanal ausgezogen wurde, wodurch genau dieselben Stadien entstehen könnten, wie sie in den beschriebenen Figuren abgebildet sind. Jedoch habe ich nichts gefunden, was in irgend einer Weise darauf hindeuten würde.

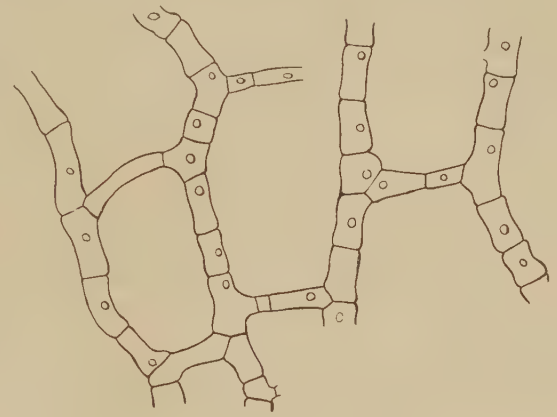

Fig. 17.

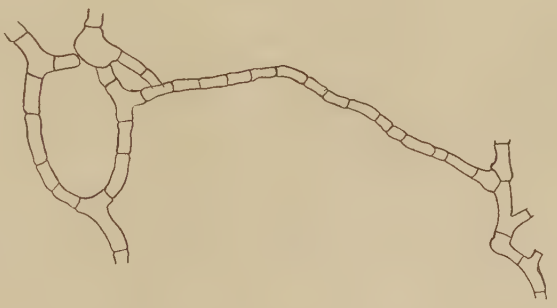

Fig. 18.

Fig. 17—18. Die weitere Entwicklung der Querverbindungen im Keimling von Laminaria digitata.

Zu den eben geschilderten Gewebeelementen kommt nun noch ein zweites Element hinzu, das vielleicht nur scheinbar neu ist; das sind die Hyphen. Es sind dies die seit langem bekannten Gebilde, welche sich unregelmäßig durch die älteren Elemente hindurchschlängeln. Im allgemeinen haben sie eine Neigung in radialer Richtung zu ziehen. Das tritt zumal im Stamm deutlich in die Erscheinung. In den Blättern verlaufen sie wesentlich unregelmäßiger. Vermöge ihrer vielfachen Krümmungen gelingt es kaum, die Hyphen ihrer ganzen Länge nach

zu verfolgen. Immerhin, um so leichter sind ihre Jugendstadien zu erkennen, denn diese präsentieren sich genau so, wie die Anfänge der Fusionszellen, d. h. sie bilden sich in der Mitte einer Längswand als Fortsätze; weit seltener werden sie als dreieckige Zellen an einer basalen Wand abgeschnitten. In beiden Fällen wachsen sie zu den eben erwähnten Hyphen aus und teilen sich mehrfach. So glaube ich annehmen zu dürfen, daß der ganze Unterschied zwischen Fusionszellen und Hyphen darin besteht, daß die junge Hyphe eben keinen Partner findet, mit dem sie sich vereinigen könnte. Da auch die Längszellen und die durch Fusion entstandenen Querverbindungen oft keinen geraden Verlauf haben, wie das früher geschildert wurde, so ist es in einem Schnitt keineswegs immer möglich, diese Gebilde scharf von einander zu unterscheiden.

Sicher ist natürlich, daß die Zellen, von kreisförmiger Querschnittfigur wie sie in Fig. 1 allenthalben zu sehen sind, Querschnitte von Hyphen darstellen. Ein Hindurchwachsen von Querverbindungen durch die gequollenen Wände ist natürlich nur für Hyphen möglich. Die Hyphen treten relativ spät auf und sind in den Keimlingen auch dann noch nicht zu finden, wenn eine ziemlich weitgehende Trennung der zentralen Gewebe zu verzeichnen ist. Auch weiterhin sind sie selbstverständlich im Stiel weit häufiger, wie in der Spreite.

Die Keimpflanzen, bei denen ich zuerst Hyphen beobachtete, hatten eine Stiellänge von ca. 1 mm.

Bei älteren Keimlingen ist bezüglich der Entwickelung der Rinde etwas vom Früheren verschiedenes nicht zu sagen. Die Wände der inneren Rindenzellen sind denen der äußeren gegenüber verdickt, deren Gestalt viel gedrungener, neue Teilungswände finden sich weit seltener. Besonders in der Innenrinde werden auch ohne Ölimmersion die Poren deutlicher; während dieselben im jugendlichen Keimling erst im zentralen Gewebe etwas ausgezogen erschienen, ist dies bei älteren schon hier der Fall.

Die Zellen des Markes haben zunächst alle gleiche Form, mögen sie nun »Längszellen«, »Querzellen« oder »Hyphen« sein. Es ist auch kein Zweifel, daß sie dem Wachstum der Pflanzen bis zu einem gewissen Grade durch Teilungen zu

folgen vermögen; das aber scheint in einem bestimmten Stadium aufzuhören. Denn wir finden nun, daß alle diese fraglichen Elemente stark gedehnt werden. Von dieser Dehnung betroffen wird naturgemäß am wenigsten diejenige Stelle, wo sich Quer-

Fig. 19.

Fig. 19 u. 20. Die Deformation der Querverbindungen im Blatte von Laminaria digitata.

wände finden, dagegen stark in Anspruch genommen werden die Längswände der Zellen in weiterem Sinne. So erfährt das Volumen der Zelle eine erhebliche Verengerung (Fig. 19). Nur die Querwände bleiben als Streben erhalten. Daß bei diesen Dehnungen diese schief gestellt werden können, ist nicht verwunderlich. Es entstehen so diejenigen Zellen, welche gewöhnlich als »Siebzellen« bezeichnet werden. —

Fig. 20.

Wie wir schon bei jüngeren Keimlingen sehen, brauchen sich die ursprünglichen Fusionszellen nicht weiter geteilt zu haben. So kommt es, daß sie oft ihre Gestalt verändern, trotzdem sie nur zweizellig sind (Fig. 20). — Daß früher solche in die Länge gezerrten Zellen, deren Ursprung man nicht kannte, von den Elementen der Rinde prinzipiell unterschieden wurden, ist nicht verwunderlich. Nur beim Vergleich von möglichst vielen Keimlingsstadien läßt sich der Zusammenhang überblicken.

Aber auch da, wo schon die Deformation zu »Trompetenzellen« beginnt, läßt sich noch das ursprüngliche Zellnetz des Blattinnern deutlich nachweisen. —

Nunmehr ist z. B. ein Tangentialschnitt durch das Zentralgewebe der ausgewachsenen Alge verständlich (Fig. 21). Wir haben es mit einem bunten Gemisch von verschieden aussehenden Elementen zu tun. Ob die einzelnen Gebilde ursprünglich quergehende oder längsgehende Zellen sind, wäre schwer zu sagen; das ist auch ohne Bedeutung, zumal dieselben im Alter die gleichen Veränderungen erfahren können. In Wirklichkeit finden wir in diesem Bilde noch immer kurzgliedrige Zellen; das können junge Querverbindungen sein; ausgeschlossen ist aber nicht, daß wir es mit älteren Gebilden dieser Art zu tun haben, welche nicht gezerrt wurden, weil sie den von ihnen geforderten Dehnungen durch Teilung nachgaben.

Fig. 21. Tangentialschnitt durch das Zentralgewebe des Blattes einer älteren Laminaria digitata.

Diese Ausbildung finden wir bei Keimpflanzen von einer Stiellänge von ca. 9 mm. Auch bei älteren Pflanzen sind die Gewebe keine anderen. Es werden eben immer von der Epidermis neue Gewebeelemente geliefert und in dem Maße, als die ganze Pflanze wächst, nimmt die Zahl der Zellschichten zu. Sehen wir uns nun noch einige Einzelheiten an: die inneren Gewebe büßen an Färbung ein, weil die Chromatophoren sich dort nicht mehr in dem Umfange teilen, wie die Zellen; das erfolgt nur in der Epidermis der nächstliegenden Rindenzellen.

An anatomischen Veränderungen scheint mir das Wichtigste

zu sein, daß die Wände, besonders in den inneren Zellen, sich stark verdicken. Fast überall kann man Dreischichtigkeit der Wand erkennen, wie das bereits wiederholt beschrieben wurde. Deswegen gehe ich hier nicht darauf ein. Weiterhin ist wichtig, daß die Tüpfel nunmehr deutlich sichtbar werden. Besonders zahlreich erscheinen sie an den horizontalen Wänden der inneren Rindenzellen und es ist für mich kein Zweifel, daß sie hier die Vorläufer der »Siebplatten« in den älteren ausgezogenen Zellen sind. Der einzige Unterschied ist der, daß sich dort noch ein »Callus« ausbildet.

Weiterhin fehlt es nirgends im älteren Thallus an Strukturen, die sich leicht auf höheres Alter und stärkere Quellbarkeit der betreffenden Membran zurückführen lassen. Die »Querverbindungen« weisen eine zarte Längsstreifung auf, die Längswände der Siebröhren eine zickzackförmige Fältelung; ersteres ist sicher Artefakt, denn schon an lebendem Material konnte ich es nicht beobachten, letzteres sieht man zwar auch dort, kann aber auch gerade so gut durch die Berührung der Rasiermesserschnitte mit Seewasser verursacht sein. Konstatiert doch Wille (1897), daß solche Quellungen bei dem dickwandigen Rindengewebe der Stammbasis durch das Verbringen in Seewasser auftreten, so daß man nicht vorsichtig genug bei deren Beurteilung sein kann. Wie weit derartige Strukturen schon in den lebenden Geweben vorhanden sind, läßt sich nicht übersehen. — Im späteren Alter der Alge vollziehen sich naturgemäß alle Übergänge der einzelnen Gewebearten ineinander langsamer, da sie sich auf mehr Schichten verteilen. Z. B. findet man an der Grenze zwischen Innenrinde und Zentralgewebe Zellen mit beginnender Verengerung die sich doch noch quer teilen. (Ähnliche Angaben existieren für Alaria von Wille 1897.)

Über das Aussehen der einzelnen Gewebeelemente und deren weitere Ausgestaltung, über die feinsten Details der Struktur der Zellen und des Inhalts ist von früheren Autoren, insbesondere von Wille (l. c.) schon recht viel geschrieben und diskutiert worden. Etwas Neues von prinzipieller Bedeutung konnte ich nicht herausfinden, auch verfolgt diese Arbeit andere Zwecke als Detailbeschreibung. Nur eins mag hervorgehoben sein, daß man alle Eigentümlichkeiten des Gewebes jugendlicher Keim-

linge in den embryonalen Teilen der ältesten Pflanzen, am Rande des Blattes und in der Zone des interkalaren Wachstums, wieder findet. Genau dieselben Poren, genau die gleiche Stufenfolge in der Umbildung der Epidermis der »Siebröhre« und dieselben Arten von Querverbindungen. Nur der bunte Wechsel von alten und jungen Elementen erschwert das Verständnis, und darin haben wir wohl den Grund zu sehen, weshalb so viel ohne endgültiges Resultat geschrieben wurde.

3. Vergleich mit der Anatomie anderer Laminariaceen.

Außer Laminaria digitata wurden nun noch andere Gattungen und andere Arten der Familie untersucht; leider lag mir nur ausgewachsenes Material vor. Laminaria saccharina zeigte im Prinzip dieselben Gewebe mit den gleichen Übergängen; da histologische Präparate kaum von den entsprechenden bei Laminaria digitata zu unterscheiden waren, so wäre es zwecklos, darauf einzugehen. Die Kulturen dieser Spezies gelangen mir leider nicht, da dieselben mehr noch wie bei Laminaria digitata von Bakterien überwuchert wurden. Drew (1910) dagegen hatte mehr Erfolg; er konnte weder in der Form der Keimlinge noch in deren Anatomie einen bemerkenswerten Unterschied mit Laminaria digitata konstatieren; überhaupt lassen sich erst Pflanzen von etwa 10 cm Länge mit größerer Sicherheit als Laminaria saccharina diagnostizieren.

Ähnliches gilt für Laminaria hyperborea.

Was nun die anderen Gattungen anbetrifft, so weichen sie von dem Typus der Gattung Laminaria in ihrer äußeren Gestalt verschiedentlich ab; darauf einzugehen ist hier nicht am Platze. Auch deren Anatomie weist manche Unterschiede auf; alles das hängt mit der mehr oder weniger weitgehenden Spezialisierung zusammen. Soweit mir Material vorlag, nahm ich selber Untersuchungen vor; manches auch läßt sich aus der vorliegenden Literatur und den Abbildungen entnehmen. Schon hier kann ich vorwegnehmen, daß mir die Unterschiede im anatomischen Aufbau der von den verschiedenen Autoren untersuchten Laminariaceen keine prinzipiellen zu sein scheinen.

Auf die einfachen peripheren Gewebe brauche ich nicht einzugehen, weil hier die Abweichungen zu gering sind und

Meinungsverschiedenheiten zwischen den Autoren kaum bestehen. Das wurde auch schon verschiedentlich erwähnt. Was die inneren Gewebe anbetrifft, so läßt sich ganz allgemein sagen, daß sie bei allen untersuchten Formen den äußeren gegenüber erheblich gestreckt sind. Die Zellen des Markes sind meist mehr oder weniger von einander isoliert und von schleimhaltigen Intercellularen umgeben. Bei den meisten Gattungen gehen die peripheren Schichten ganz allmählich in die inneren über. Die anatomischen Unterschiede, die beide Elemente in ihrer typischen Entwicklung einander gegenüber aufweisen, bilden sich sukzessive aus; so die Tüpfel der Horizontalwände und die Wandverdickung. Der Übergang von den Rinden- zu den Markzellen kann aber auch sehr schroff sein. (cf. Fig. 22, die einen Längsschnitt durch den Stamm von Eisenia arborea darstellt.) Ohne eingehende Untersuchungen anzustellen, kann man doch wohl vermuten, daß der Unterschied lediglich darauf beruht, daß die Querteilungen in den zentralen Zellen relativ geringe sind, während sie in den Rindenzellen sehr häufig auftreten.

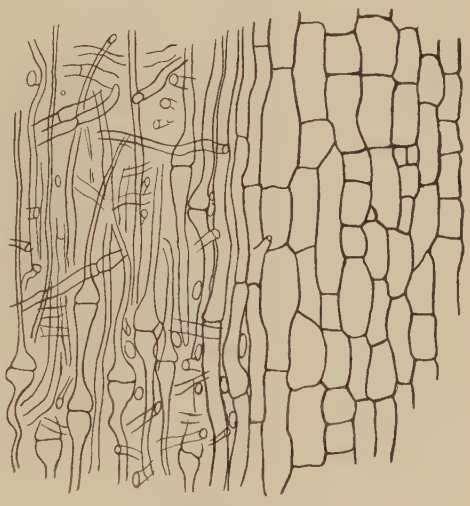

Fig. 22. Längsschnitt durch den Stamm von Eisenia arborea.

Die nachträglichen Gestaltsveränderungen der Markgewebszellen wird für alle Gattungen übereinstimmend abgebildet und sie kann als spezifisches anatomisches Merkmal der Familie gelten. Stets treten die Trompetenzellen oder ähnliche Gebilde auf, weil überall an den Querwänden die Streckung am geringsten ist. — Der ursprüngliche Zusammenhang der inneren Gewebe unter sich durch Poren ist in allen Abbildungen klar zu übersehen; ich verweise besonders auf die Arbeit Rosenthals.

Daß allenthalben im älteren Thallus freie Hyphen durch Auswachsen von kleinen papillenartigen Vorsprüngen entstehen können und durch die älteren Gewebemassen hindurchschlingen, ist nicht zu bezweifeln; nur scheinen mir dieselben bei manchen Laminariaceen besonders reichlich aufzutreten. Dadurch können sie sich zu einem Pseudoparenchym vereinigen. Das scheint mir aus Wills Abbildung 7 hervorzugehen, die einen Querschnitt durch den inneren Stamm von Macrocystis darstellt.

Nicht ohne weiteres ist aus den Angaben der früheren Autoren zu übersehen, ob auch die von mir beschriebenen Zellfusionen bei den anderen Gattungen gegeben sind; alles selber nachuntersuchen, konnte ich natürlich nicht. Wenn ich auch bei Alaria esculenta und bei Laminaria bulbosa den Fusionsvorgang selber nicht verfolgt habe, so besteht doch für mich kein Zweifel, daß er sich bei diesen Gattungen ebenso abspielt, wie bei Laminaria digitata; 2zellige Fusionskanäle, die ich fand, stimmen wenigstens mit den gleichen Gebilden bei Laminaria digitata vollkommen überein. Willes (1897) Fig. 5 scheint mir dieselbe Fusion zu illustrieren, nur sind hier schon alle Zellen schon etwas ausgezogen. Meine Auffassung wird bestärkt durch die Abbildung 7 Rosenthals, der ich entnehmen zu können glaube, daß die Querverbindungen im Stamm von Macrocystis denselben Ursprung haben, wie bei Laminaria digitata.

Bei allen Gattungen werden, wie erwähnt, ausgezogene Markzellen beschrieben; mögen letztere nun »trumpet« oder »true sieve hyphae« genannt sein, für mich sind das ein und dieselben Elemente, die nur verschieden stark verändert sind. Wenn bei den einen »Verzweigungen« oder besser gesagt Verbindungen nicht überall gefunden werden, so sind das eben Unterschiede, die durch verschiedenartige Streckung und nachträgliche Querteilungen bedingt sind und aus dem früher Gesagten verständlich werden. Daß in der definitiven Ausgestaltung Unterschiede gegeben sind, soll natürlich nicht geleugnet werden.

Eine gewisse Komplikation tritt dann noch dadurch ein, daß verschiedene Organe, ihrer spezialisierten physiologischen Funktion entsprechend, etwas veränderte Gewebeausbildung auf-

weisen. Ich verweise besonders auf die schon oft zitierte Arbeit Willes über Alaria (1897). In der Mittelrippe überwiegen der Blattfläche gegenüber die Zellen mit mechanischer Funktion; diese Aufgabe wird an anderen Stellen des Thallus von Hyphen übernommen, die sonst mehr im Dienste der Stoffleitung stehen sollen. Bemerkenswerte Unterschiede weist dann auch die Anatomie der Sporophylle dem Blatte gegenüber auf; alles das steht in deutlicher Beziehung zu der speziellen Funktion. Wille beschreibt es, wie gesagt, sehr eingehend.

4. Analogien bei Fucaceeen.

Häufig ist mit der Anatomie von Laminaria der Aufbau der Fucaceeen verglichen worden und in der Tat fehlt es nicht an übereinstimmenden Momenten. Die Entstehung langgestreckter innerer Gewebeelemente aus weniger gestreckten peripheren haben beide Familien gemeinsam (cf. Grabendörfer 1885) Tafel V. Fig. 8 von Oltmanns bekannter Fucaceeenarbeit (1892) zeigt Zellenzusammenhänge, wie wir sie auch bei Laminariaceeen antreffen. Nur geht bei letzteren das ganze Gewebe an der Basis nicht in echte Hyphen auf, erfolgt doch die Anheftung unserer Alge durch Organe anderer Entstehung. Doch auch bei den Fucoiden sind nicht alle Hyphen solche Verstärkungselemente; z. B. beschreibt Wille (1910) bei Himanthaleia auch Leitungshyphen, die als Auswüchse entstehen und trompetenartige Zellen, die schon durch ihre Länge durchaus an die Vorkommnisse bei Laminariaceeen erinnern. Weiterhin findet in der »Schüssel« wo ja ebenso wie im Blatte der Laminaria das Breitenwachstum das in die Länge überwiegt, ein netzförmiges Anastomosieren der Elemente des Markes statt. Es ist von großem Interesse, daß schon Kützing (1843) rein auf Grund äußerer Ähnlichkeit von einer Kopulation der einzelnen Reihen durch Verbindungsästchen spricht, wenn er auch den Vorgang selber nicht direkt beobachtet. Jedenfalls erinnern seine Abbildungen Tafel 338c auffallend an die Verhältnisse bei den Laminarien. Wo sich solche Ähnlichkeiten zwischen der Gewebeausbildung beider Familien finden, wäre eine Nachuntersuchung der Beziehungen und Umwandlungen der einzelnen Zellschichten nicht ohne Interesse.

5. Die Haftorgane.

Ebenso wie für Stamm und Blatt läßt sich für die Haftorgane von Laminaria digitata behaupten, daß ein wesentlicher Unterschied in diesen Teilen beim Keimling einerseits und bei der ausgewachsenen Pflanze andrerseits nicht existiert. Nur befolgt die Entwicklung einen etwas anderen Gang als beim Stamm, so daß eine getrennte Beschreibung im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung wohl am Platze ist.

Zunächst die Literatur:

Strömfelt hat in seiner Zusammenfassung (1887) die Haftorgane der Algen beschrieben und äußert sich auch über Laminaria. Er zeigt, daß die Alge zunächst bloß Rhizoiden entwickelt; über denselben entsteht dann ein »Basalknollen« in Form einer runden Scheibe. Diese soll die darunter befindlichen Wurzelfäden umschließen und zum Absterben bringen; somit träte ein Wechsel in der Art der Befestigung ein. Nachdem Laminaria eine Zeitlang nur mit dieser Scheibe befestigt war, entstehen am Rande des Knollens Hapteren, die ihrerseits die Funktion der Scheibe übernehmen. — Dann beschreibt Drew (1910) kurz den Aufbau der jugendlichen Haftorgane. Ausführlicheres wissen wir über die Anatomie älterer Stadien bei mehreren Vertretern der Familie. So liegen Arbeiten über die Entwicklung und Ausbildung der eigentümlichen Knollen von Laminaria bulbosa vor (Barber 1889/90, Setschell 1891); diese weichen jedoch von den entsprechenden Organen bei Laminaria digitata erheblich ab. Andererseits untersucht Wille (1897) mit gewohnter Sorgfalt die Hapteren von Alaria esculenta. Aus allen Beschreibungen geht hervor, daß sich die Anatomie der Haftorgane stets deutlich von der des Stammes unterscheidet.

Daß in jungen Keimlingen erst 1, dann 2, dann mehr Rhizoiden angelegt werden, wurde schon erwähnt. Es erfolgt dies unter Verbreiterung der Basis. Es sind diese Rhizoiden einfach schlauchförmig ausgewachsene Epidermiszellen, die sich durch ihre Farblosigkeit, ihren geringen Inhalt und die derbe, an der Spitze oft verschleimte Membran auszeichnen. Ich komme nun zur Beschreibung der Entwicklung der Haftscheibe. Schon sehr junge Stämmchen zeigen in den äußersten Schichten an der Basis vermehrte radiale und tangentiale Teilungen, welche die Bildung der Haftscheibe einleiten. Diese Teilungen vollziehen sich ziemlich regelmäßig, indem wieder die Epidermis als Zuwachsgewebe fungiert. Es entsteht so an der Stammbasis eine Scheibe. Untersucht man dieselbe, so sieht man, daß die äußeren Zellen den Charakter eines Rindengewebes haben. Nur die inneren sind etwas länger gestreckt, unterscheiden sich je-

doch wesentlich von den dünnen langen Elementen des Markes an der Stammbasis durch das Fehlen der Intercellularen (Fig. 23). Aus der in Fig. 23 abgebildeten Haftscheibe entspringen dann die Rhizoiden. Ist so durch Randwachstum eine kleine Scheibe gebildet, so scheinen allerdings in der Mitte die Rhizoiden seltener zu werden, aber an dem Rand des Organs bleiben sie lebensfähig. Ein prinzipieller Unterschied zwischen der ursprünglichen und der jetzigen Art der Befestigung existiert also nicht. — Ebenso nun, wie sich aus der Stammbasis durch Zellvermehrung die Haftscheibe entwickelte, bilden sich aus diesen, allerdings

Fig. 23. Längsschnitt durch die Haftscheibe eines älteren Keimlings von Laminaria digitata.

als lokale Auswüchse, die eigentlichen Hapteren, die aus demselben Gewebe aufgebaut sind. Da auch sie wieder durch Rhizoiden mit der Unterlage verknüpft sind, so bedingen sie im Grunde lediglich eine Vergrößerung der Ansatzfläche.

Mit der Flächenentwicklung des Blattes nimmt nun die Beanspruchung der ganzen Pflanze auf Zug zu, es genügt die Befestigung mit einem Kreis von Hapteren nicht mehr, sondern es entspringt im nächsten Jahr ein neuer Wirtel von Haftorganen über dem ursprünglichen. Die jüngsten Anlagen derselben sind an einer eben unterscheidbaren Vorwölbung erkennbar; diese Höckerchen weisen Zellen auf, die sich durch ihre dünnen Wände den benachbarten ausgewachsenen Rinden-

zellen des Stammes gegenüber als embryonales Gewebe kennzeichnen. Es deuten die zahlreichen Längs- und Querwände auf eine rasche Zellvermehrung, die auch äußerlich leicht als Wachstum erkennbar wird. Eine scharfe Grenze zwischen ihnen und dem Rindengewebe kann jedoch nicht gezogen werden. Etwas ältere Stadien jener Höcker nun zeigen deutlich lokalisiertes Spitzenwachstum, indem nur die äußersten Zellen in springbrunnenartig angeordneten Reihen auftreten. In den basalen Teilen dagegen liegen die Zellen in weniger regelmäßigen Reihen. Während die Elemente der Spitze stets isodiametrische Gestalt, ihrem Charakter als Zuwachsgewebe entsprechend, behalten, strecken sich die mittleren immer mehr und besonders sie zeigen an den Wänden zahlreiche Tüpfel. Eigentümlich für das Gewebe an der Spitze der Haptere sind außerdem kleine, mit Safranin sich dunkel färbende Zellen. In den äußeren Schichten sind diese Zellen zunächst noch klein und sie wölben sich etwas vor. Nach innen nun schieben sie sich zwischen die übrigen, mehr spindelförmigen Elemente ein. Werden nun an den gegenüberliegenden Kanten solche Zwischenzellen gebildet, so können dieselben einander entgegen wachsen und sich gegeneinander abplatten. Dasselbe verfolgte Wille bei Alaria esculenta und gerade dieses Einschieben brachte ihn auf den Gedanken, diese Zwischenzellen als rudimentäre Hyphen anzusehen. Nach dem, was wir früher von den entsprechenden Geweben des Stammes berichteten, hat diese Ansicht manches für sich.

Es fehlen also dem innersten Gewebe der Haptere, das mit seinen langgestreckten schlauchförmigen Zellen schon an die entsprechenden Elemente des innersten Stammes erinnern könnte, in typischer Weise die Interzellularen, die Querverbindungen und die ausgezogenen Siebröhren; andererseits fällt der Reichtum an Poren auf.

Es bliebe noch der Einfluß des Kontaktes auf den Bau der Hapteren zu erörtern übrig. Das Auftreffen auf ein Hindernis ruft an der berührenden Stelle stets die Bildung zahlreicher Wände hervor, unter denen solche parallel zum Substrat überwiegen. Die obere nicht berührende Seite der Haptere dagegen bildet sich normal weiter.

Von der weiteren Entwicklung der Haptere ist wenig bemerkenswertes hervorzuheben: Es kontrastieren die langgestreckten zentralen Zellen immer mehr mit den peripheren und dem embryonalen Gewebe der Spitze; Poren sind besonders zahlreich an den Querwänden; die äußeren Zellen sind sehr inhaltsreich, aber immer noch arm an Chromatophoren; dem entspricht die ledergelbe Farbe jüngerer nicht ausgewachsener Hapteren. Erst später, wenn die Ausbildung von typischen, gleichartigen Epidermiszellen die eigentliche Entwicklung abschließt, findet man auch Chromatophoren.

Besonders muß betont werden, daß da, wo die Hapteren das Substrat erreichen und sich verbreitern, die äußeren Epidermiszellen zu Rhizoiden sich umbilden; es wachsen dort dicht gedrängt die Zellen zu Haaren aus. Natürlich entwickeln sich diese typisch bloß dann, wenn eine geringe Unebenheit des Substrates die Ausbildung erlaubt. Sonst zeigt das Rhizoid unregelmäßige Umrisse. Noch bei den ältesten und dicksten Stämmen findet man Rhizoiden an den Spitzen der Hapteren.

Die schon erwähnte Anlage eines neuen Hapterenkreises erfolgt zur Zeit des lebhaftesten Wachstums; bei Laminaria hyperborea, nachdem die erste Anlage des jungen Blattes sich ausgebildet hat.

Die folgenden Untersuchungen erfolgten an Laminaria digitata. Hier entstehen die Hapteren durchaus nicht immer in einem regelmäßigen Quirle. Das beobachtet man an Pflanzen, welche in einer ebenen, horizontalen Unterlage aufgewachsen sind. Vielfach hat es den Anschein, als ob die Seite mit der Anlage von Hapteren bevorzugt würde, welche am schwächsten befestigt ist.

Ebenso wie die Anlage ist auch die weitere Entwicklung der Hapteren von äußeren Bedingungen beeinflußt. Wo Laminaria allein und auf ebener Unterlage wächst, kann der junge Höcker, ohne die älteren Wirtel zu berühren, zu einer Haptere auswachsen. Noch bevor Kontakt eingetreten ist, gabeln sich dann alle Zweige in ungefähr demselben Alter. Ganz anders da, wo mehrere Individuen gesellig wachsen, wie man das an den Stellen des kräftigsten Wellenschlags bei Laminaria digitata und bei Laminaria saccharina findet. Dort kann die junge

Haptere schon zeitig mit einer älteren Haptere oder einem Stamme des Nachbars in Berührung kommen, und deswegen findet man Anlagen, die gleich nach ihrer Entstehung infolge von Berührung sich teilen, oder von vorneherein miteinander verschmelzen. In welcher Ebene diese Teilung erfolgt, scheint lediglich von Kontaktverhältnissen abzuhängen. So kommt es, daß die Haptere jedes Hindernis umklammert oder sich wenigstens fest daran drückt und abplattet, wie wenn sie aus plastischem Material bestände; insbesondere kann nicht nur die Spitze, sondern auch die Basis des Haftorgans die Festheftung besorgen, so daß übereinanderliegende Äste oft völlig miteinander verwachsen. Kurz, die Alge bildet ein förmliches Gitterwerk an ihrer Basis. Diese geschlossene Einheit muß natürlich auch fest mit der Unterlage verknüpft sein. Wie im vorigen Kapitel ausgeführt, wird die innige Verschmelzung durch die Ausbildung von Rhizoiden herbeigeführt und zwar scheint die Oberseite darin der Unterseite physiologisch gleichwertig zu sein. Bei der geschilderten Verschmelzung des Haftorgans mit der Unterlage geht dessen ursprüngliche zylindrische Gestalt verloren; überhaupt wird die ganze Art der Verzweigung aufgegeben; aus einem zweigeteilten Organ entsteht ein breites abgeplattetes Gebilde, das unregelmäßige lappenförmige Auswüchse entwickelt. — Ganz anders sehen dagegen die Hapteren da aus, wo eine Möglichkeit, mit der Unterlage zu verschmelzen, nicht gegeben ist, wenn z. B. die Alge an einer Felsenkante haftet, deren eine Seite überhängt; dann verlängert sich ein Teil der Hapteren ungewöhnlich und diese werden desto dünner, je länger sie werden. Die Alge hat offenbar Mühe, sich dem Gestein in dieser Lage fest anzulegen. Jetzt ähneln die Hapteren mehr Ranken und es ist bemerkenswert, daß sie mehrfach Ähnlichkeit mit den Wurzelranken von Hypnea musciformis aufweisen, wie sie Nordhausen (1899) beschrieben hat. Das ist besonders deutlich zu sehen, wenn sich Laminaria auf einem dünnen Stamme irgend einer Alge festgesetzt hat. Die Hapteren sind in diesem Falle von vorneherein viel dünner und zahlreicher und gleichen mehr den entsprechenden Organen von Laminaria saccharina. Diese Art kommt ja immer an Stellen vor, wo weniger Bewegung herrscht und an solchen Orten umklammert

sie vielfach kleinere Felsstücke und Geröll. Dem entsprechen die dünneren und zahlreicheren Haftorgane, die an ihrer äußersten Spitze sich oft büschelig verteilen und dann erst eine kleine Haftscheibe bilden. Wenn Laminaria digitata nun an ähnlichen Standorten vorkommt, so können die besprochenen Hapteren, genau wie die Wurzelranken in jeder Ebene Gegenstände umklammern. Auch hier kann schon vorübergehende Berührung als Reiz empfunden werden und die bekannte Verbreiterung der Hafter hervorrufen. Bei beiden Algen wird die Entwicklung der betrachteten Organe kümmerlicher, wo die Anheftung erleichtert wird; bei Laminaria z. B. da, wo die Hapteren von einer Spongienkolonie überwallt sind; dort sind sie oft in mehreren Kreisen in großen Abständen übereinander angeordnet, indem die Pflanze es offenbar zu wiederholten Malen versuchte, das Hindernis zu überwuchern. Es mag ja in diesem Falle eine bloße Hemmungserscheinung vorliegen; doch deutlicher spricht für eine Wirkung der äußeren Bedingungen auf die Ausgestaltung der Hapteren die gänzlich verschiedene Ausbildung derselben an schwach und an stark exponierten Standorten. Es konnte so an Laminaria saccharina, die gewöhnlich an geschützten Stellen vorkommt, eine weit kräftigere Entwicklung der Haftorgane, die mehr an die Vorkommnisse bei Laminaria digitata erinnern, da beobachtet werden, wo die Alge in die Region der Laminaria hyperborea stieg. Ähnliche Argumente findet man bei Foslie (1884). Man vergleiche darüber den letzten Teil dieser Arbeit. —

Es entstehen nun an den verschiedensten Stellen des Thallus abnormerweise Hapteren. Die Ursachen ihres Auftretens sind vorläufig nicht zu erkennen, nur so viel kann gesagt werden, daß der Vorgang in gewisser Beziehung an die Ausbildung der bekannten Adventivwurzeln am Stamme höherer Pflanzen erinnert, die ja durch irgendwelche Störungen im Wurzelsystem hervorgerufen werden können, sei es durch Entfernung der normalen Anlage oder deren »Inaktivierung« oder die Unterbrechuug der Leitbündel (Goebel 1908). Ähnliches vermutet auch Foslie (1884), der eine gute Abbildung einer derartigen Haptere gibt.

Was nun die Faktoren anbetrifft, welche die Wachstums-

einrichtung der Hapteren beeinflussen, so dürfte von vorneherein ziemlich klar sein, daß der Berührungsreiz in weitaus den meisten Fällen die Hauptrolle spielt. Ob und wieweit andere Kräfte wie Geotropismus und Heliotropismus mit im Spiel sind, läßt sich aus der Beobachtung im Freien allein nicht ersehen; immerhin wäre es möglich, daß der Geotropismus, ebenso wie bei Seitenwurzeln ein schräges Abwärtswachsen bewirkt.

6. Wundverschluß und Regeneration.

Um die Vorgänge zu verstehen, welche die Rißbildung und Verheilung in den Laminariablättern herbeiführen, wird es zunächst gut sein, die im Gefolge von Verwundungen auftretenden Reaktionen und Gewebebildungen kennen zu lernen.

Ich habe meine Versuche mit Laminaria digitata vorgenommen. Denn vor Laminaria saccharina hat diese Art 1. den Vorteil, daß sie widerstandsfähiger ist; 2. beobachtete ich bei derselben eine besonders große Regenerationsfähigkeit, die ihr bei ihrem exponierten Standorte sehr zugute kommt. Weiterhin gibt die Reaktion des Blattes auf Längsrisse ein Mittel zu erkennen, was bei der normal eintretenden Zerschlitzung des Blattes eine direkte Wirkung der Woge und was von der Pflanze präformiert ist. Eingeleitet wurden diese Versuche an einer abgelegenen Stelle der Bucht von Plymouth; denn das Verbringen dieser gegen veränderte Bedingungen ziemlich empfindlichen Alge in ein Aquarium hätte an sich zu Schädigungen und eventuell zu Fehlern Anlaß geben können. Der verwundete Thallus wurde zur Wiedererkennung mit einem Silberdraht versehen. Die Wunden wurden mit einem gewöhnlichen Messer quer, longitudinal, tangential — tief oder oberflächlich an Stamm, Blatt und Hapteren angebracht. Nach Ablauf von 2 Monaten erfolgte dann die Untersuchung der Regenerate.

Zunächst sei die Reaktion auf Längswunden durch die Außenrinde des Stammes besprochen. Diese treten ja unter gewöhnlichen Umständen infolge der Reibung an Felsen am häufigsten auf. Wenn ein Schnitt in der Richtung von b nach c geführt wurde (Fig. 24), setzten die nicht getroffenen Zellen ihre Teilungen normal fort (wie bei a b). In den getroffenen

Zellen begann aber eine Teilung, welche zu Längsreihen senkrecht zum Verlauf der Wunde führte; in diesen wiederholte sich die Wandbildung mehrfach. Die Wirkung des Wundreizes erstreckte sich durch mehrere Zellreihen hindurch und beeinflußte die Teilungsrichtung tiefergelegener Zellen.

Genau dasselbe beschreibt Oltmanns (1884) in seiner Fucaceeen-Arbeit, und ähnliches zeigte sich bei den Vernarbungserscheinungen aller höheren Algen, soweit darauf geachtet wurde (z. B. bei Sargassum).

Andere Bildungen wurden wiederum erzielt durch leichte Verletzung der obersten Zellschichten des Blattes. Hier kam vor allem die hemmende Wirkung der Wunde auf das Wachs-

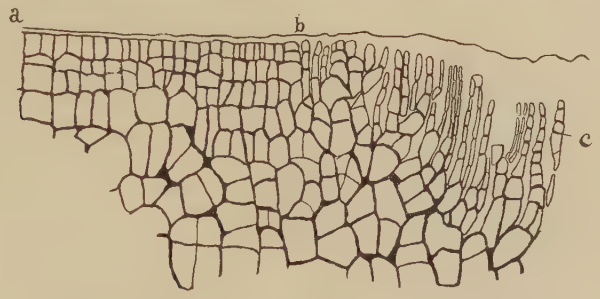

Fig. 24. Querschnitt durch ein Blatt von Laminaria digitata, von welchem zwischen b und c einige Zellagen abgetragen waren.

tum zum Ausdruck. War ein schmaler Streifen abgerissen, der nur wenige Epidermiszellen beseitigte, so bog sich das Blatt an der betreffenden Stelle winkelig ein, war ein breiterer Streifen von Epidermiszellen beschädigt, so bildete sich eine Ωförmige Falte. In allen diesen Fällen war das Wachstum der nicht getroffenen Seite normal weitergegangen, die affizierte dagegen stark zurückgeblieben. Daß auch hier die Zellteilungen parallel zur Wundfläche einsetzen, ist nach dem früher Geschilderten selbstverständlich. Sehr gute Regeneration erhielt ich andrerseits da, wo das Blatt durch Flächenschnitte verwundet war. Sowohl die verletzten Blattstellen, wie einseitig losgetrennte Gewebepartien hatten sich derart ergänzt, daß sie von normalen nicht mehr zu unterscheiden waren. Hier stand ja auch die Wundfläche genau senkrecht zur normalen Anordnung der Zellreihen.

Bei tangentialen Verwundungen des Stammes, welche bis auf das Mark gingen, zeigte das Regenerat, das nach 2 Monaten untersucht wurde, ein Aussehen, wie es der Querschnitt durch den Stamm in Fig. 25 wiedergibt. Der Stiel war vollkommen regeneriert, der alte und der neue Teil sind nur schwer zu unterscheiden. Man sieht, daß der neue Teil sich in der Anordnung der Zellen ein wenig von dem älteren unterscheidet: die Zellreihen der regenerierten (in der Fig. 25 oberhalb der Wundebene a b gelegenen) Hälfte strahlen nicht radial vom Mittelpunkt aus, sondern ± senkrecht von der Wundfläche. Die Zellen des neuen Teils zeigen eine regelmäßige Anordnung in Reihen, und in der Mitte dringen neugebildete Hyphen ein. Kein Zweifel besteht, daß jedes der angeschnittenen Gewebe direkt von sich aus neue Elemente bildet, daß also aus dem Zentralkörper wieder Zellen sich entwickeln, welche denen der Rinde gleichen. Welche Elemente freilich im Zentralkörper solchen Zellen den Ursprung geben, konnte in diesem Falle nicht ermittelt werden, weil es nicht möglich war, alle paar Tage Material zu sammeln und so eine kontinuierliche Reihe zu erhalten.

Fig. 25. Querschnitt durch einen Stamm von Laminaria digitata mit regenerierter Hälfte.

Dieselbe hohe Regenerationsfähigkeit konnte am ganzen Stamm beobachtet werden, in welcher Höhe auch die Wunde angebracht wurde. Gewebeteile, z. B. Stücke der Außenrinde, die beim Einschneiden stehen geblieben waren, regenerierten gleichfalls Rinde und Epidermis. Es hatte sich somit ein getrennter Gewebekörper gebildet ohne jegliches Markgewebe.

Ein anderer Versuch zeigte, daß ein so regenerierter, aber teilweise losgelöster Stamm, sich nicht nur anatomisch, sondern auch morphologisch als neue Einheit verhält. Ein Stamm wurde an der Basis der Länge nach halbiert. Eine der Längshälften verblieb mit den Haftern am Substrat, die andere war davon losgetrennt. Nach 2 Monaten zeigten beide Hälften einen

Querschnitt, der die ursprüngliche Form fast vollständig wiederherstellte; nur hatte die eine Stammhälfte, die durch Hapteren noch die Verbindung mit dem Felsen unterhielt, durch das Dickenwachstum ihrer regenerierten Seite das andere Stück ganz aus seiner Richtung in eine horizontale Lage gedrängt. Trotzdem verhielt sich letzteres wie ein normaler Stamm und erzeugte im Januar neue Hapteren aus dem ursprünglichen, wie aus dem regenerierten Gewebe. Ich möchte einschalten, daß aus dem Versuche zugleich folgt, daß eine Verletzung des Stammes nicht direkt die Ursache der Bildung von Hapteren sein kann, selbst nicht in der Periode, wo diese sich allgemein entwickeln (näheres darüber wolle man im Kapitel über die Haftorgane nachlesen).

Außer durch Schnitte wurde der Stamm durch Stiche verletzt, eine Art der Verwundung, wie sie ja in der Natur durch bohrende Tiere häufig vorkommt. Die Reaktion im Innern des Thallus war im Prinzip dieselbe, wie auf eine äußere Wunde: Zunächst Abschluß des lebenden Gewebes gegen den Wundrand, Neubildung von Zellreihen senkrecht zur Oberfläche der Verletzung. Unbekümmert um die Anordnung der Gewebe verlaufen die neugebildeten Reihen radial nach der verletzten Stelle, den entstandenen Hohlraum auszufüllen trachtend. Der ganze affizierte Gewebekomplex zeigte mit alkoholischem Safranin eine karminrote Färbung von einer etwas anderen Nuance, wie sie das normale Gewebe mit diesem Farbstoff gibt. Das beruht auf dem Schleim und dem dichten Inhalt, beides Merkmale stark wachsender Gewebe. Tobler (1909) hat bereits ähnliche Versuche mit den Blasen von Ascophyllum gemacht. Bei künstlich angebrachten Löchern trat auch hier ein Konvergieren der Zellreihen nach dem Wundkanale ein. —

Wir kommen zur Besprechung der Regenerationsprozesse in der Zone des interkalaren Wachstums und im Blatt.

Längsschnitte, welche vom Blatt und von der Zone des interkalaren Wachstums einen schmalen Teil abtrennten, zeigten nach einiger Zeit folgendes Bild. Am Blattgrunde bildeten sich an der verletzten Stelle 2 vorspringende Leisten. Diese setzten sich nach dem Blatte hin fort, verbreiterten sich dabei zusehends und gestalteten sich mehr und mehr zu 2 symmetrisch gestellten

Flügeln. Diese zeigten ganz die Struktur eines normalen Blattes mit seiner charakteristischen Kante, nur schien der Rand derselben in rascherem Wachstum begriffen zu sein. Die äußeren Zellreihen waren streng radial angeordnet und reichlich quergeteilt und erinnerten so in ihrem Aussehen an die kongenital verwachsenen Fäden des »Springbrunnentypus« der Florideen. Ähnlich wie im Blatte entstanden im embryonalen Gewebe des Flügelrandes neue Schleimkanäle, so wie es Guignard für das normale Blatt beschrieben hat (1892). Nicht selten wiesen solche Flügel wieder an ihren Rändern Kanten auf; überhaupt deuteten

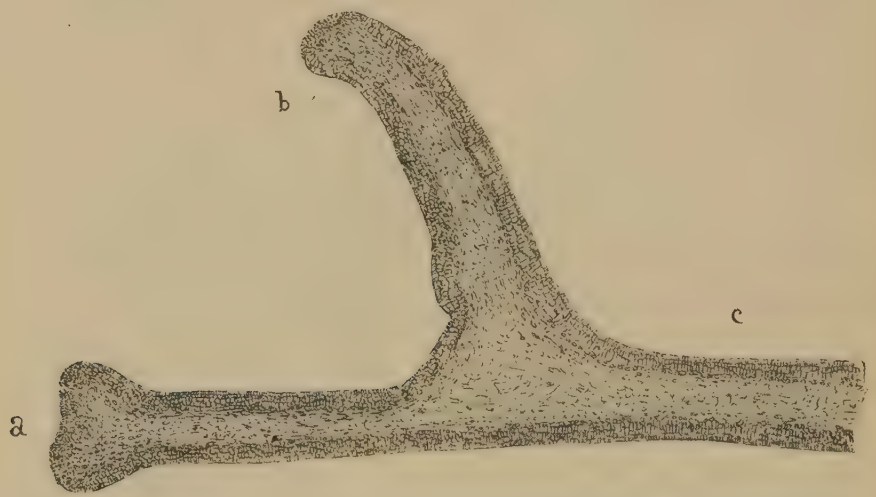

Fig. 26. »Flügelbildung« des Blattes von Laminaria digitata infolge von Verwundung.

zahlreiche Einbuchtungen an, daß durch den Wundreiz ganz allgemein das Wachstum des Blattes eine starke Hypertrophie erlitten hatte. Diese Flügel stellen offenbar Ersatzbildungen für den normalen Blattrand dar. Bemerkenswert ist nun, daß der eine Flügel seinen Nachbar überholte und sich in die Verlängerung der eigentlichen Blattfläche stellte, so daß ihn nur noch eine schwache Furche vom normalen Gewebe trennte. Fig. 26 soll dieses Verhalten übersichtlich darstellen: C ist das normale Blattgewebe, das unmerklich in den Flügel A übergeht; dieser hat sich in die Ebene des Blattes eingestellt, während B der im Wachstum zurückbleibende Flügel ist.

Überhaupt bildeten sich stets diese Flügel, ob die Längswunde in der Blattfläche oder am Blattrande angebracht wurde.

Solche Algen nun, deren Blatt und Stamm durch eine Längswunde halbiert worden waren und hernach in der beschriebenen Weise regenerierten, waren schon den älteren Algologen bekannt. Da man bei der vollkommenen Ersatzfähigkeit auf den Gedanken nicht kam, man hätte es mit einem Regenerat zu tun, so machte man daraus eine neue Art, den »Fucus bifurcatus«.

Auf gleichem Wege bildeten sich mutmaßlich gleiche Gebilde, die mir beim Algensammeln häufig zu Gesichte kamen, nur waren sie offenbar viel älter wie meine Regenerate z. T. schon 5 cm lang. Anatomisch unterschieden sie sich in nichts vom normalen Blatte. — Etwas anders fielen die Regenerate bei Längswunden aus, die näher an der Spitze des Blattes angebracht wurden. Hier machte sich vor Allem die abnehmende Wachstumsfähigkeit auch im Regenerationsvermögen geltend. Die Länge der Flügel nahm stetig ab, der Ersatz der verletzten Rindenzellen wurde immer unvollkommener, bis er sich schließlich lediglich auf ein Vernarben der getroffenen Zellen beschränkte. Bezeichnend ist nun, daß das zentrale Gewebe stets in der Verheilung stärker zurückblieb, als die Rindenelemente, also geringere Regenerationsfähigkeit aufwies. So kann es sich vielleicht erklären, daß immer gerade 2 Flügel gebildet werden. — Noch ein anderer Versuch zeigte die herabgesetzte Regenerationsfähigkeit des zentralen Gewebes: wurden Querwunden im Blatte angebracht, so reagierten die getroffenen Zellen, wie sich erwarten läßt, wieder durch Bildung von zahlreichen Wänden parallel zur Wunde. In der Rindenregion konnte man wieder die dünnwandigen schlauchförmigen Zellreihen sich entwickeln sehen, (Fig. 27) die englumigen, ausgezogenen Zellen des zentralen Gewebes dagegen wuchsen nicht unmittelbar in ein solches Wundgewebe aus, sondern bildeten erst wieder Zellen mit größerem Lumen. Eine gewisse Rolle scheinen hier die Querverbindungen zu spielen, die in größerer Zahl mit den langgestreckten zentralen Zellen sich verflochten und dadurch einen dichteren Abschluß der Wundfläche bewirkten.

Wie man sieht, ist die Regenerationsfähigkeit des Blattes auf Querwunden weit geringer, als auf Längsrisse. Nun kommen

erstere auch selten vor. Denn die Alge, die ja jeden Augenblick auf ganz erheblichen Zug in longitudinaler Richtung beansprucht wird, besitzt eine dementsprechende Konsistenz, wovon man sich bei jedem Versuch, kräftige Laminaria-Blätter abzureißen, überzeugen kann. Ist aber trotzdem irgendwie ein querer Riß entstanden, so zeigt das Blatt schwere Schädigungen. Das weitere Wachstum an den verletzten Stellen unterbleibt vollständig; denn die Kontinuität der ernährenden und leitenden Zellen ist an jener Stelle ganz unterbrochen. Wie erwähnt, verträgt es jedoch Längsspaltungen sehr gut.

Fig. 27. Längsschnitt durch ein Blatt von Laminaria digitata. Verheilung einer Querwunde.

Mit einigen Worten sei noch auf die Wundreaktion der Hapteren eingegangen. Die Versuche wurden an alten Organen vorgenommen, die ihr Wachstum schon sistiert hatten. Querwunden ergaben wiederum ganz mangelhaften Wundverschluß. Nur die 2 äußersten Zellschichten reagierten überhaupt auf die Verwundung. Zu einer Neubildung von Zellen mit eigenen Wänden kam es nicht. Ebenso bei Längsschnitten: Die getroffenen Zellen teilten sich reichlich, die darunterliegenden weniger, keineswegs aber wurde die ursprüngliche Form des Querschnittes wie beim Stamme wiederhergestellt. Daß das Resultat bei Versuchen an den rasch wachsenden jungen Hapteren ganz anders ausgefallen wäre, bezweifle ich nicht. — Sonst kann man im Freien an älteren Hapteren, die offenbar durch Tierfraß verwundet worden waren, an der Wundfläche zunächst eine kallusartige Zellwucherung und dann ein Hervorbrechen von mehreren, viel dünneren Hapteren beobachten.

Hier handelt es sich also um Reproduktion im Pfefferschen Sinne, echter Regeneration sind diese alten Organe nicht fähig. — Alle diese Resultate stehen in geringem Einklang mit dem, was Setschell an den amerikanischen Vertretern Laminaria Andersoni und Synclairii beobachtete, wenn auch nicht experimentell erzeugte. Denn durch eine Wunde ein Hervorbrechen eines gestielten Blattes oder einer Lamina aus dem Stamme zu veranlassen, gelang mir nie und ich konnte es auch nie in natura beobachten. Übereinstimmend mit dem, was für Laminaria digitata gefunden wurde, ist nur die wechselnde Ausgestaltung der Regenerate je nach der Beschaffenheit der Wunde. Schon die Innen- und Außenrinde weist bei Setschells Objekten wesentlich verschiedene Regenerationsfähigkeit auf. Wenn der Autor von einem »dritten senkrecht zum normalen, einer Kante parallel laufenden Blatte« bei Laminaria saccharina spricht, so ist dies wohl mit der oben beschriebenen Flügelbildung bei Längsrissen identisch.

Massart (1898) gibt in seinen Untersuchungen für Laminaria digitata und saccharina lediglich eine Vernarbung ohne eigentliche Regeneration an, trotzdem seine Experimente so lange dauerten, wie meine. Das mag darin seine Erklärung finden, daß er sie im August bis Oktober ausführte, einer Zeit, wo das vegetative Wachstum dem im Januar—Februar gegenüber bedeutend abgeschwächt ist. An welcher Stelle seine Schnitte angesetzt waren, wird nicht angegeben. Das aber ist nach Obigem sehr wesentlich.

Schließlich sei noch auf eine Angabe Foslies (1884) hingewiesen. Dieser Autor fand nämlich bei Laminaria hyperborea ein Exemplar von einer Stammlänge von 1—1,5 m mit einem ungeteilten, 5 cm langen Blatte, das er als regeneriert ansieht. Nach den skizzierten Beobachtungen Setschells wäre das nicht unmöglich. Jedenfalls möchte ich mich auch hier einer übereilten Verallgemeinerung der gewonnenen Resultate enthalten.

Noch einige Worte über das Vorkommen solcher Regenerate. Daß im Freien flügelbildende Exemplare nicht sehr selten sind, wurde schon erwähnt. Kuckuck bildet (1894) ein solches Vorkommnis für Laminaria saccharina ab. Hier ist

außerdem das Blatt stark eingerollt. Nach dem früher Gesagten wird man diese Einrollung weniger auf Wirbelbewegung des Wassers an der betreffenden Stelle, als auf Wachstumhemmung der verwundeten Seite zurückführen, natürlich ist die Wunde jetzt ganz durch die Flügelbildung verdeckt. Ebensowenig sind Stämme, welche spiralig gewunden sind, durch Wirbelbewegungen deformiert, vielmehr geht von einem endophytischen Parasiten die Hemmung aus, der auf der konkaven Seite des Stammes krankhafte Veränderungen erzeugt.

Wie ich es durch Schnittwunden hervorbringen konnte, bleibt auch durch das Annagen von Tieren — besonders von Patella — die geschädigte Seite des Blattes im Wachstum stark zurück. Derartige Algen hatten oft recht monströse Gestalten, erinnerten z. B. durch die spiralige Einrollung des Blattes an Thalassiophyllum, eine fremdländische Laminariacee. Ebenso wie die unter schattigen Felsen gewachsenen Individuen, welche sich nicht kräftig genug entwickeln konnten, trugen sie oft eine dichte Decke von Epiphyten; meist waren es fädige Braunalgen in einigen Fällen auch Himantalia — »Schüsselchen«. Eingehendere Untersuchungen über diese interessanten Verhältnisse gehen jedoch über den Rahmen der Arbeit.

7. Rißbildung.

Erst jetzt, wo die Regenerationserscheinungen der Laminarien besprochen sind, kann auf die Frage der Rißbildung und Heilung, die manche Beziehungen dazu aufweist, eingegangen werden. Bekanntlich zeichnen sich verschiedene Vertreter dieser Familie durch regelmäßig zerschlitztes Laub aus. Alle Autoren, die das nicht bloß äußerlich beschrieben, sondern auch einer Untersuchung würdigten, kamen zu dem Resultat, daß die Bildung nicht rein mechanisch erfolgt, sondern durch innere Veränderungen mindestens vorbereitet werde. Denn fast in allen Arbeiten, welche den Laubwechsel besprechen, finden wir einmal Angaben darüber, daß schon bei der jungen Spreite in der Mitte der Fläche Längsrisse auftreten, zu einer Zeit, in der jeder Gedanke an ein mechanisches Einreißen von außen her ausgeschlossen ist. Es ist bekannt, daß die randständigen Risse die ersten und somit auch die größten sind. Zudem vermehrten

sich die Risse nicht zufällig, wie es der Fall sein müßte, wenn ausschließlich die Brandung daran beteiligt wäre, sondern sie vermehrten sich ganz gleichmäßig in dem Maße, als die Spreiten älter werden. Laminaria hyperborea mit ihrem typischen Blattwechsel eignet sich nun für derartige Untersuchungen am besten. Denn von einer Vergrößerung der autonom entstandenen Risse kann natürlich erst dann die Rede sein, wenn die alte Spreite wenigstens größtenteils beseitigt ist. Tatsächlich konnte verfolgt werden, daß die auf normalem Wege gebildeten Risse nachträglich mechanisch erweitert werden. Bevor ich meine eigenen Resultate gebe, soll die Literatur besprochen werden.

Genauere anatomische Untersuchung erfuhr die Frage der Rißbildung durch Will (1884) bei Makrocystis. Dieser Autor vermutet, daß im zentralen Gewebe zuerst Hohlräume entstehen, welche sich bis zur Hautschicht fortsetzen. Die Epidermis wölbt sich in den Hohlraum ein, das Blatt reißt an der betreffenden Stelle und die Wundränder vereinigen sich, indem sie ein Stück Hyphengewebe einschließen.

Grabendörfer (1885) konstatiert, daß bei Lessonia (und ähnlich bei der Fucacee Durvillaea) eine Trennungsschicht nicht vorhanden ist, sondern daß die Risse durch gesteigertes Wachstum um eine Linie herum zustande kommen. Nach Humphrey (1886) kommt die Lochbildung bei Agarum (ein Vorgang, der viel Ähnlichkeit mit der Rißbildung aufweist) durch eine Zerstörung bestimmter kreisförmig umschriebener Gewebe zustande; diese Vernichtung wird dann verwischt durch das Hineinwachsen der Epidermis nach der verletzten Stelle; besonders stark geschieht dies auf der einen Seite des Sprosses.

Nach Setschell (1890) ist die erste Ursache der Spaltung des Laubes bei Saccorrhiza dermatodea stets eine reine accidentelle Längswunde. In jungen Blättern erfolgt dann die Verheilung der Wunde durch gesteigertes Wachstum der äußeren Schichten, bei alten beschränkt sich der Ersatz auf eine bloße Vernarbung der Verletzung.

Auch bei Makrocystis ist nach Rosenthal eine von den äußeren Geweben ausgehende Spaltung — wie sie zustande kommt, wird nicht angegeben — das primäre. Durch die Wunde werden dann die inneren Schichten freigelegt und quellen. Im Innern bilden sich Hohlräume, welche in die äußeren Risse einmünden. Es reißt das Blatt, und dann sorgt die Epidermis durch reichliche Teilung für Vernarbung der Wundränder. Wills Ausführungen gegenüber betont er, daß von einem Hineindringen des Rindenparenchyms in diese Hohlräume (durch starkes Wachstum der Epidermisschicht) nicht die Rede sei. — Noch andere Resultate erhielt Mac Millan (1899) bei Nereocystis. Dieser Autor findet, daß eine Reihe von Zellen unter der Epidermis vergeht. Diese Zersetzung greift weiter, bis zum Mark, ohne daß die Epidermis sich verändert. Schließlich reißt an der so geschwächten Stelle die Lamina ein, und der Riß wird durch mechanische Zerstörung weiter geführt. Was schließlich Ed. Grubers Präparate angeht, die mir dieser Forscher in liebenswürdiger Weise zur Verfügung stellte, so ist die Rißbildung in ihnen zu sehr durch sekundäre Zer-

störungen entstellt, um klar erkannt zu werden. Demnach scheint die anatomische Untersuchung das, was aus der unmittelbaren Beobachtung bei Laminaria hyperborea wahrscheinlich wird, nicht in allen Fällen zu bestätigen.

Um nun bei dieser Alge mit einiger Sicherheit beurteilen zu können, ob es sich um eine wirklich präformierte Spaltung handle, wählte ich zur Untersuchung nur solche Blattrisse aus, die noch nicht bis zum oberen Rande durchgegangen waren und zwar möglichst junge, tunlichst nach der Mitte der Spreite gelegene. Es zeigten nun die Stellen in der Verlängerung des Risses, an denen äußerlich keine Veränderungen mehr wahrzunehmen waren, bei der mikroskopischen Betrachtung, daß zwei gegenüberliegenden Stellen eine schwache Rinne entstand; das bewirkte ein leichtes Umbiegen der Blattfläche um eine Linie herum. Weiter nach dem Risse zu bog die Epidermis plötzlich in scharfem Winkel in das innere Gewebe ein (Fig. 28). In dem in den Figuren 28—31 wiedergegebenen Falle ist der Prozeß auf der Oberseite etwas weiter vorgeschritten, als auf der unteren, so daß die 4 Abbildungen 8 Stadien geben. Diese ungleiche Tätigkeit der beiden Seiten, die man in den meisten Fällen beobachtet, steht in gutem Einklang mit dem, was von den meisten Autoren angegeben wird.

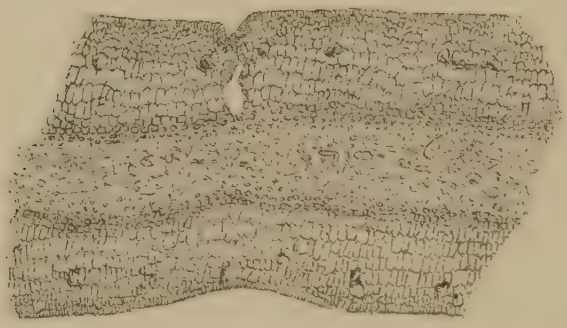

Fig. 28.

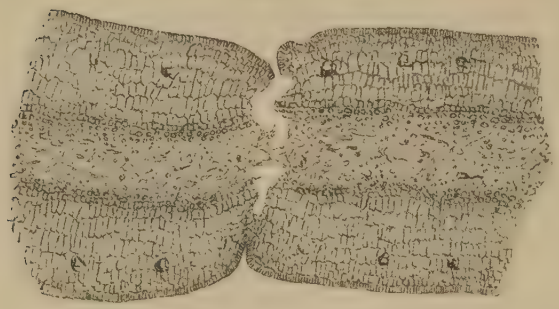

Fig. 29.

Fig. 28 u. 29. Die Rißbildung im Blatte von Laminaria hyperborea.

Von einer äußeren Verwundung, die etwa den Anstoß gegeben hätte, ist hier nicht die Rede, vielmehr setzt sich die normale Epidermis ununterbrochen über die deformierte Stelle fort. Es sei daran erinnert, daß ich in meinen Regenerations-

Fig. 30.

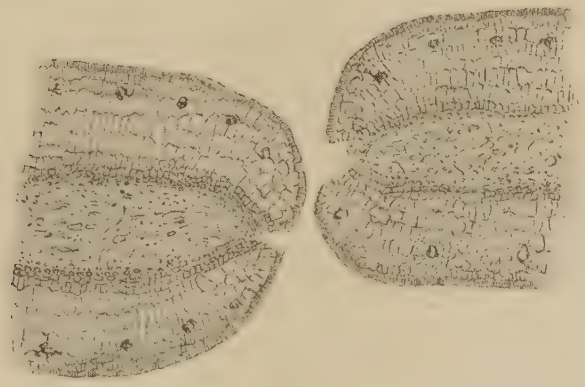

Fig. 31.

Fig. 30—31. Die Rißbildung und Wundverschluß im Blatte von Laminaria hyperborea.

versuchen an Laminaria digitata ganz andere Bilder da erhielt, wo die Epidermis oberflächlich verletzt wurde; stets degenerierten stark beschädigte Zellen, und die darunterliegenden teilten sich in kleinere auf. Diese waren durchaus nicht, weder durch Inhalt, noch durch Gestalt mit einer typischen Epidermis zu verwechseln. — Das gesteigerte Wachstum der Epidermis nimmt

nun mit Annäherung an den Riß immer mehr zu. Diese Zellschicht drängt sich weiter und weiter in das Innere ein und es entstehen dort Spalten, die deutlich mit den Einwachsen in Beziehung stehen (Fig. 29). Es scheint mir klar, daß in erster Linie Wachstumsdifferenzen des Blattes für die ganze Erscheinung maßgebend sind. Ob nicht eine Biegung, welche die Wellenbewegung auch in diesen Blättern hervorrufen muß, die Rißbildung beschleunigen, kann natürlich ohne Experimente nicht beantwortet werden. — Die Einwölbung der Epidermis nach innen schreitet dann immer weiter vor, und ebenso die Zerstörung der zentralen Gewebemassen (Fig. 29). Damit ist die Entwicklung nicht beendet. Der Prozeß, der den Riß überhaupt erzeugte, geht ununterbrochen weiter. Durch starkes Wachstum der Epidermis wölben sich die Rindenschichten an der oberen und der unteren Seite der Wundfläche immer mehr gegeneinander, bis sie schließlich nur noch ein schmaler Streifen Markgewebes trennt (Fig. 30). Auch dieser wird überwallt und allmählich pressen sich die Ränder aufeinander und schließen das Gewebe nach innen ab (Fig. 31).

Der ganze Prozeß verläuft offenbar schnell, da keine der freigelegten Zellen, wie sonst üblich, auf die Verwundung reagierte; im Grunde ist es ein recht einfacher Vorgang. — Wie sind nun alle die Meinungsdifferenzen der Autoren zu erklären?

Was oben geschildert wurde, ist nur an den allerjüngsten Rissen zu konstatieren. Untersucht man die älteren und längeren äußeren Risse, so findet man dort keine Einwölbung der Epidermis mehr, wie sie oben beschrieben wurde. Es unterliegt für mich keinem Zweifel, daß die von der Pflanze autonom gebildeten Risse nachher durch Wellenbewegung rein mechanisch verlängert werden. Es spricht der durchgehend geradlinige Verlauf der Wundränder keineswegs gegen diese Auffassung; denn macht z. B. einen kleinen Einschnitt der Länge nach in das Blatt und zerrt dasselbe, so reißt es in regelmäßiger Weise, dem Rande parallel weiter. — Durch diese sekundäre mechanische Zerstörung wird nun Gewebe vernichtet, und darauf reagiert das Blatt wie sonst auf Längswunden. Darüber informieren meine Regenerationsversuche. Es tritt starke Verdickung der Wundränder ein, indem die getroffenen Zellen sich wiederholt

durch Wände teilen, welche der jeweiligen Wundfläche parallel und senkrecht zu ihr verlaufen; daß sich eine verstärkte Gewebebildung auch auf das normale Gewebe unterhalb der Wunde fortsetzen kann, ist nicht verwunderlich; im vorigen Kapitel wurde ja gezeigt, daß sich der Einfluß einer Wunde auf fernerliegende Stellen erstreckt. Es versteht sich von selber, daß durch das Weiterreißen Teile des lockeren zentralen Gewebes vernichtet werden, und so die von vielen Autoren erwähnten Lücken und Hohlräume entstehen. Ebenso ist es nach dem früher Geschilderten klar, daß die Vernarbung an den verschiedenen Stellen des Blattes verschieden ausfallen muß. Überblickt man danach die bisherigen Resultate, so kann man aus den Angaben herauslesen, daß wohl bei den meisten Laminariaceen Wachstumsdifferenzen die Rißbildung einleiten; diese ist jedoch durch Verquickung mit den Vorgängen der Wundreaktion und Vernarbung nicht immer gut erkennbar; daher hielten die Autoren sekundäre Erscheinungen oft für die Ursachen.

Damit soll nun keineswegs gesagt sein, daß jeder Riß präformiert sein muß. Dem widerspräche schon die Tatsache, daß das Laub, z. B. bei Laminaria digitata, an sehr exponierten Standorten, besonders in Felsenlöchern (pools), wo starke Wirbelbewegung herrscht, weit stärkere Zerschlitzung aufweist. Auch Foslie (1884) vermutet solches Verhalten für Algen an sehr exponierten Standorten. Diese Zerschlitzung ist hier um so leichter möglich, als sich die alte Spreite von der jüngeren nicht absetzt; vielmehr ist der Übergang von der einen zur anderen ein allmählicher. An sehr geschützten Stellen, zwischen Felsen, beschränkt sich dagegen die Zerspaltung bei Pflanzen gleicher Größe auf 1 Riß. Die Untersuchung der Wundränder solcher Individuen zeigte der ganzen Länge nach Wundreaktion, wie sie nur auf mechanische Zerreißung erfolgt. Ich fand dann einige wenige Pflanzen, an denen allerdings das, was zur Beobachtung gelangte, für meine Auffassung spricht. Doch zu einer endgültigen Lösung reichte hier das Material nicht aus.

Saccorhiza bulbosa wächst zwar so tief, daß sie nur bei tiefster Ebbe freigelegt wird. Aber da sie weit in die Klippen heraus vorgeschoben vorkommt, so sind ihre Standorte doch recht exponiert. Günstiges Wetter und sehr niedere Ebben

trafen nicht zusammen und so konnte ich mir kein so junges Material verschaffen, wie ich es gewünscht hätte. Immerhin gestatteten zahlreiche Präparate den Vorgang der Blattspaltung ungefähr zu kombinieren. Genau wie bei Laminaria hyperborea wächst die Epidermis nach Innen und so stimmen spätere Stadien nach erfolgtem Einreißen bezüglich der Verheilung mit dem, was man bei jener Alge beobachtet, vollständig überein. Nicht selten sind dann Risse mit Wundvernarbung. Das ist ja auch bei dem exponierten Standort der Pflanze begreiflich.

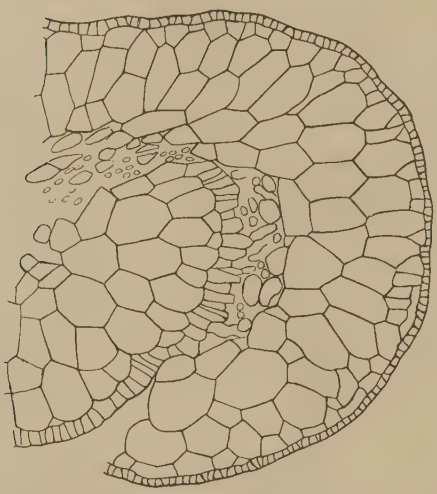

Fig. 32. Querschnitt durch den Blattrand von Saccorhiza bulbosa. Überwallung einer Querwunde.

Nachdem der Riß mechanisch gebildet ist, beginnt auch hier ein Wachstum der Epidermis auf beiden Seiten. Die neugebildeten Gewebe stoßen aber nicht mit ihren Rändern aufeinander, wie bei Laminaria hyperborea, sondern der eine Rand wächst über den anderen Rand herüber (Fig. 32). Die so eingeschlossene Epidermis treibt hyphenartige Auswüchse, die eine innige Vereinigung der Wundränder bewirken. Es wurden alle Stufen bis zur völligen Verschmelzung der Wundränder verfolgt. —

Alles in allem läßt sich sagen, daß die Vorgänge der Rißbildung bei den von mir untersuchten Laminariaceen im Prinzip übereinstimmen.

8. Biologisches.

Seitdem man die Laminarien etwas sorgfältiger beobachtete, wie es von zahlreichen Forschern geschehen ist, ist man darauf aufmerksam geworden, daß die einzelnen Spezies außerordentlich variieren. Das beschreibt Foslie (1884) sehr eingehend, indem er eine Fülle von Formen und Subformen aufführt; es ist

jedoch kein Zweifel darüber, daß meistens keine bestimmten Formen, sondern nur Standortsmodifikationen vorliegen. Foslie selbst hat darauf hingewiesen, daß Exemplare von derselben Spezies (speziell bei Laminaria digitata) auf der einen Seite eines kleinen Felseneilands ganz anderes Aussehen haben, als diejenigen der anderen und daß alle Übergänge zwischen den Formen der einzelnen Seiten gegeben seien. Das geht zweifellos auf die verschiedenen Bedingungen zurück, welche die einzelnen Standorte bieten. Betrachten wir aus den vorliegenden Angaben den Zusammenhang der Gestalt mit den »äußeren Bedingungen« etwas näher. Schon erwähnt wurde, daß die Ausbildung der Hapteren von der Beschaffenheit des Untergrundes abhängig ist. Über das Variieren der Stiellänge und deren Beziehungen zum Standorte stellte Tobler (1908) für Saccorhiza (Laminaria) bulbosa Untersuchungen an. Er fand unter anderem, daß die Stammlänge der Tiefe des Wassers proportional sei. Die besten Belege für die ausgesprochene Behauptung gibt die Entwicklung des Blattes. So vermutet Foslie (l. c.) Börgesen (1905) und andere, daß die größere und geringere Zerteilung desselben mit dem Standort in Beziehung steht. Weiterhin wird häufig angegeben, daß Algen mit stark gewelltem und breitem Laube vorwiegend an geschützten Stellen sich finden. Andererseits vermutet Setschell (1893), daß bei Laminaria saccharina die breitblättrige forma membranacea nur die Sommerform der als f. linearis beschriebenen sei; danach ist es nicht ausgeschlossen, daß man es auch mit »Saisondimorphismen« zu tun hätte. — Um der Frage nähertreten zu können, seien zunächst die Standorte der verschiedenen Laminarien besprochen. Die meisten Autoren beschreiben übereinstimmend die sublitoralen Regionen der Laminaria digitata und darunter der Laminaria hyperborea. Beide lösen sich ab, während Laminaria saccharina nicht eigentlich formationsbildend auftritt. Laminaria digitata bevorzugt etwas geneigten Boden, Laminaria hyperborea dagegen kann auf ebenem Boden wurzeln. Am wenigsten Ansprüche zeigt Laminaria saccharina, die vermöge ihrer dünnen verästelten Hapteren auf anderen Algen, auf kleineren Felsstücken, wie auf anstehendem Gestein, ja sogar auf leicht versandetem Boden

(in strengem Gegensatz zu Laminaria digitata) vorkommen kann.

Diese Art ist jedoch keineswegs an geschützte Stellen gebunden, sie steigt auch in die Region der Laminaria hyperborea hinab und zeigt dann eine Ausbildung des Stammes und der Hapteren, ähnlich wie digitata.

Im Gegensatz zu Fucus verträgt Laminaria kein längeres Trockenliegen und nur bei tieferen Ebben ist der Bestand entblößt. Es wachsen dann auch unsere Algen so, daß sie nie völlig aus dem Wasser herauskommen, also entsprechend tief oder in Felsenlöchern, aus denen das Wasser nie zurückweicht.

Eingehend beschreibt Börgesen (1905) die Flora dieser »pools«; hier bemerkt man deutlich die Beziehungen der Stammlänge zur Tiefe des Wassers. Meistens ist der Stamm gerade so lang, daß das Blatt sich nahe der Oberfläche ausbreiten kann. Das geht oft bis ins Extrem, so daß man z. B. in Rinnen Zwergformen mit 1 cm langen und 0,3 cm breitem Stiel und 10 cm langem, 6 cm breitem Blatt findet, das doch schon Spaltung aufweist. Trotzdem solche Felsenlöcher so hoch über dem Wasserspiegel liegen, daß sie vom Spritzwasser eben noch erreicht werden, zeigen sie die typische Aufeinanderfolgen der Algenformationen im Kleinen, wie sie im Großen für die normalen tieferen Standorte charakteristisch sind. Uns interessiert hier, daß man in ihnen die Laminaria hyperborea findet, die sonst nur an tiefen Stellen vorkommt. — Etwas anderes ist das massenhafte Vorkommen von Keimlingen an Orten, die bei jeder Ebbe freiliegen. Nur die Bedeckung mit Fucusbüschen ermöglicht ihnen die Existenz, und wenn man diese zur Zeit tiefer Ebben abschneidet, so stirbt der ganze Bestand vielfach ab. Selbstverständlich ist aus dem Vorkommen von Keimlingen nicht auch zu schließen, daß älteren Pflanzen derselbe Standort zusagen würde; vielmehr können den Keimlingen schon überhängende Felsen, Tangbüschel usf. einen genügenden Schutz gewähren, indem die sich bei Ebbe dem dichten Ectokarpeen- und Spongienrasen andrücken und, von Fucus bedeckt, sich hinreichend feucht halten.

Ich gehe nun über zu meinen Beobachtungen speziell bei Laminaria digitata.

In erster Linie brachten mich die großen Differenzen, welche Keimlinge meiner Kulturen von den freiwachsenden aufwiesen, auf den Gedanken, es sei die Variation, wie wir sie besonders bei dieser Alge beobachteten, durch die Außenbedingungen verursacht. Darüber wurde schon früher gesprochen; ich verweise besonders auf das, was ich bezüglich der Farbe sagte. Stellt man nun daraufhin Beobachtungen im Freien an, so ist es leicht, zu konstatieren, daß Exemplare, welche in dunklen Felshöhlen leben, ledergelb gefärbt sind. Das Gleiche gilt andrerseits von Formen, die an hochgelegenen Standorten wachsen, wo sie jedenfalls sehr intensiv belichtet werden. Deutlich dunklere Farbe aber weisen Individuen der darunter liegenden Zonen, besonders der Stellen kräftigster Brandung auf, während alles das, was unter dieser Region lebt, wieder hellere Farbe hat, ähnlich wie Laminaria hyperborea. Aus diesen Beobachtungen würde hervorgehen, daß die dunkle Färbung durch eine gewisse optimale Helligkeit erzeugt wird. Weicht die Lichtintensität nach den höchstgelegenen, wie auch an sehr tief gelegenen Stellen ab von derselben, so kann die helle Färbung zum Vorschein kommen. Für die helle Färbung der zu oberst wachsenden und die dunklere der darunter wachsenden Laminarien käme noch eine andere Erklärung in Betracht, die Stahl (Biologie des Chlorophylls 1909) für Unterschiede in der Färbung gewisser Braunalgen gibt. Dieser Forscher sieht in dem Verblassen des Phaeophylls eine Schutzeinrichtung gegen starke Erwärmung, einer Gefahr, der ja die wogengepeitschten Algen der stärksten Brandungszone nicht ausgesetzt sind. —

Auch andere Unterschiede sind ebenso auffallend. So z. B. bei Verschiedenheit der Dimensionen des Thallus je nach dem Standorte. Steigt man entlang den kanalartigen Rinnen, die vielfach durch die Fluten in den Fels genagt sind, aufwärts, so kann man die Beobachtung machen, daß die Stiellänge und die Dimensionen des Blattes allmählich abnehmen; dementsprechend findet man Exemplare mit kurzen und dünnen Stielen vielfach an Stellen, die durch Felsen vor der Brandung geschützt sind, gegenüber den stark exponierten Algen mit ihren langen dicken und braunen Stämmen. Ebenso weist das Blatt nicht unbedeutende Verschiedenheiten auf. Niemals findet man Algen

mit lappenförmigem breitem, dabei aber dünnem Laub an Stellen starker Brandung, dort herrschen Individuen mit dickem elastischem und schwerem Blatte vor. Gerade die Stelle des interkalaren Wachstums, die am meisten gefährdet ist, zeigt abweichende Gestaltung. Bei Pflanzen exponierterer Standorte geht der Stamm mit einer merklichen Verdickung allmählich in die stark verdickte Blattbasis über. An geschützten Stellen sitzt auf einem schmächtigen Stiel ohne Verdickung das zarte Laub. Gerade in der Zone stärkster Brandung ist es sodann gar nicht selten, daß man Exemplare von Laminaria digitata findet, die in der interkalaren Wachstumszone ihren Stamm deutlich abflachen. Das erinnert an die Verbreiterung des Stammes bei Saccorhiza bulbosa. Für die Richtigkeit der hier vertretenen Ansichten spricht besonders der Umstand, daß in einer sehr sorgfältigen Arbeit von Darbishire (1902) über die Rhodophyceee Chondrus crispus, die doch äußerlich sehr wenig Übereinstimmung mit den Laminarien aufweist, im Prinzip die gleichen Beobachtungen aufgeführt werden. Auch hier zeigen sich gesetzmäßige Zusammenhänge der äußeren Gestaltung mit dem Standort.

Die Verschiedenheit des Vorkommens auch auf den verschiedenen Widerstand gegen Brandung zurückzuführen, liegt nahe. Dann muß man weiter daran denken, daß die Gewebe wohl auch verschiedene Festigkeit haben können. In dieser Richtung liegen Versuche von Wille (1885) vor, der die absolute Tragfähigkeit der verschiedenen Arten ermittelte. Die einfachste Methode zur experimentellen Prüfung der gestellten Frage wäre die, Algen von gleicher Länge und Querschnitt, aber verschiedenen Standorten, gleichmäßig zu belasten und zu beobachten, welche mehr tragen kann, bis sie zerreißt oder sich dauernd deformiert. Ich zog es vor, die Alge nicht bis zum Reißen zu belasten, sondern ich konstatierte lediglich, welche Ausdehnung die verschiedenen Stämme bei einer gleichen unabänderlichen Belastung erfahren.

Die von mir angewandte Methode war folgende: Zur Untersuchung wurden Algen von allen möglichen Standorten verwandt, deren Stammdurchmesser sich innerhalb bestimmter Grenzen bewegte (5—9 mm). Diese wurden zunächst an der

Stammspitze und an der Stammbasis mit Markierungen von ca. 1—2 cm Distanz versehen; auf diese Markierung wurde ein in halbe mm geteilter Objektträger befestigt und zwar so, daß die Teilung der Markierung unmittelbar auflag; dadurch wurden Paralaxenfehler vermieden. Nun wurde die Alge an der Übergangsstelle von Stamm und Blatt zwischen Korkplatten in den Schraubstock festgeklemmt und oberhalb der Hapteren eine Lederschlinge nach dem Muster der von Ball (Jahrbücher 1904) beschriebenen angebracht; diese ermöglichte ein vollkommen gleichmäßiges Einwirken des Zuges auf den Stamm; außerdem hat das Leder den Vorteil, daß es nicht in das Gewebe einschneidet. An diese Schlinge wurde nun eine feste Hanfschnur geknüpft, welche ein Brett trug, das zur Aufnahme der Gewichte bestimmt war. Zunächst wurde es mit einem konstanten Gewichtssatz belastet, der lediglich die Alge gerade strecken sollte. Dann wurde das Gewicht, das den Stamm dehnen sollte, sukzessiv aufgelegt und jedesmal mittelst der Lupe die Verlängerung abgelesen; es konnte $^1/_4$ mm noch mit Sicherheit erkannt werden. Um ein Austrocknen zu vermeiden, wurde die Versuchspflanze während des Ablesens fortwährend mit Seewasser besprengt. Der mittlere Durchmesser des Stammes wurde aus durchschnittlich 15 Werten berechnet, wobei die einzelnen Durchmesser der Querschnitte nach Beendung des Versuchs mittelst der halben mm-Teilung abgemessen wurden.

Wurde die Alge mit 3 kg belastet, so erfolgte durch diese natürlich eine Dehnung. Diese Dehnungen wurden gemessen und zwar einmal am oberen Stamme, dann an der Basis desselben. Ungefähr 100 Versuche gelangen vollständig und einige Resultate sind weiter unten in Form von Tabellen aufgeführt. Die Werte sind umgerechnet auf gleiche Länge des sich ausdehnenden Stammteils (5 cm), gleichen Durchmesser (1 cm) und gleiche Belastung (1 kg). Die unter A o aufgeführte Zahl bezieht sich auf die Ausdehnung eines Stückes von 5 cm an dem oberen Stamme durch 1 kg, die unter A u auf die Ausdehnung eines Stückes der Stammbasis von der gleichen Länge durch dasselbe Gewicht. Jede einzelne Zahl stellt das Mittel aus durchschnittlich 10 Einzelwerten dar.

Leider entsprachen die Resultate nicht ganz der aufgewandten Mühe und Arbeit. Denn natürlich sind die Schwankungen bei lebenden Algen ganz andere, als wenn man mit einer solchen Methode die Ausdehnung eines leblosen Metalldrahtes berechnen will. Daher kommen in den angegebenen Zahlen nur die Werte vor dem Komma und die erste Zahl hinter demselben in Betracht.

Es folgen meine Resultate:

1. Pflanzen, die einmal in geringerer Entfernung von einander wuchsen, oder auch durch die Haftscheibe miteinander verkettet waren, zeigten die gleiche Ausdehnung; (Tabelle I); in diesem Falle ist die Exposition offenbar genau dieselbe. Dann zeigten auch Exemplare, die weit davon an ganz anderen Stellen vorkamen, die jedoch in bezug auf Exposition durchaus mit jenen übereinstimmten, dieselbe Ausdehnung (vergl. Tab. I mit Tab. II).

I.

Standort:	Felseneiland	
Wirklicher Durchmesser:	A o (mm)	A u (mm)
0,852 cm	0,98	0,38
0,89	1,06	0,37
0,85	1,01	0,41

II.

Standort:	Wellenbrecher	
Wirklicher Durchmesser:	A o (mm)	A u (mm)
0,898 cm	1,49	0,30
0,767	1,31	—
0,845	1,31	0,37
0,901	1,14	0,39
0,95	1,25	0,22

2. Es zeigte sich beim Vergleich von Pflanzen von verschiedenen exponierten Stellen, daß im großen und ganzen die schwächer exponierten die stärkere Ausdehnung, die stärker exponierten die geringere Ausdehnung aufwiesen; vergl. Tab. III mit IV und Tab. V mit VI. Ganz allgemein konnten sie stärker belastet werden wie erstere, bevor sie zerrissen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß uns die Dimensionen des Stammes (vergl. das früher Gesagte) keinen so guten Anhalt geben, welche Pflanzen verglichen werden dürfen. Hätten wir ein Mittel, äußerlich Algen gleichen Alters zu erkennen, so würden die Resultate unzweifelhaft viel prägnanter. Hier einige Zahlen:

III.			IV.		
Exposition:	stark exponiert			schwach exponiert	
Wirklicher Durchmesser:	A o (mm)	A u (mm)	Wirklicher Durchmesser:	A o (mm)	A u (mm)
0,845 cm	1,31	0,37	0,87 cm	3,76	0,404
0,89	1,06	0,37	0,8	2,33	0,631
0,898	1,49	0,30	0,873	—	0,68
0,915	1,10	0,43	0,79	2,13	1,21
0,85	1,01	0,41			
0,95	1,25	0,22			
V.			VI.		
0,728 cm	2,83	1,14	0,748 cm	3,16	0,835
0,726	2,00	1,07	0,68	3,47	1,111
0,731	2,68	0,85	0,665	3,85	1,51
0,734	2,28	0,80	0,63	4,52	1,43
0,732	2,71	0,45	0,62	5,73	1,25
0,723	2,50	0,705	0,694	5,66	1,05

3. Beim Vergleich von verschiedenen Arten ergaben sich folgende Resultate:

Laminaria digitata, die an derselben Stelle wuchs wie Laminaria saccharina, wies keine wesentlichen Differenzen dieser Art gegenüber auf; im Gegensatz dazu steht Laminaria hyperborea: diese Alge dehnte sich erheblich weniger aus. (Wegen des geringeren Durchmessers wurde in dieser Versuchsreihe überhaupt nur mit 1500 g belastet und die Werte auf einen Durchmesser von 1 cm umgerechnet und auf 1500 g bezogen.)

VII.			VIII.			IX.		
Art:	Laminaria digitata		Laminaria saccharina			Laminaria hyperborea		
Wirklicher Durchmesser	A o (mm)	A u (mm)	Wirklicher Durchmesser	A o (mm)	A u (mm)	Wirklicher Durchmesser	A o (mm)	A u (mm)
0,476 cm	16,7	7,2	0,443 cm	20,3	—	0,5 cm	2,3	0,58
0,402	17,7	2,6	0,441	14,9	4,5	0,52	1,4	0,69
0,507	8,3	3,8	0,483	15,4	1,0	0,632	1,0	0,70
0,494	8,7	2,8	0,426	16,6	5,8	0,652	1,5	0,31
0,443	9,1	4,1	0,513	9,0	3,3			
0,451		4,5						

Ich komme auf Laminaria bulbosa zu sprechen. Diese Alge zeigte besonders am oberen Stammstück deutlich geringere Ausdehnung, als bei den stärkst exponierten Individuen von Lami-

naria digitata. Einige Resultate, auf die Ausdehnung von 5 cm durch 1 kg bezogen und auf den normalen Durchmesser von 1 cm[1] umgerechnet, mögen dieses Kapitel beschließen:

X. XI.

Art: Laminaria digitata (stark exponiert)			Laminaria bulbosa		
Wirklicher Durchmesser	A o (mm)	A u (mm)	Wirklicher Durchmesser	A o (mm)	A u (mm)
0,95 cm	1,25	0,22	0,92 cm	1,08	0,25
0,912	1,09	0,17	0,977	0,74	0,24
0,921	1,07	0,41	1,089	0,27	0,19
0,943	1,03	0,15	1,1456	0,45	0,18
			1,148	0,54	0,21

Man sieht also, daß die Widerstandskraft der Laminarien gegen die dehnende Wirkung der Wogen den Anforderungen durchaus entspricht, welche der jeweilige Standort an sie stellt.

9. Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Die Schwärmspore von Laminaria digitata keimt zu einem wenigzelligen Keimfaden; aus einigen Zellen desselben sprossen sekundär Keimlinge, die zunächst eine embryonale Entwicklung durchmachen, welche durch reichliche Zellvermehrung und allseitige Teilung charakterisiert ist. Erst später lokalisieren sich die typischen Zuwachsorte und spezialisieren sich die Gewebe.

2. Alle Gewebe stehen miteinander in genetischem Zusammenhang und zwar bilden sich die äußeren in die inneren um. Letztere sind charakterisiert durch ihre abnehmende Teilungsfähigkeit; darauf ist es zurückzuführen, daß sie passiv Veränderungen ihrer ursprünglichen Lagerung erleiden; die ursprünglichen Verbindungen zwischen ihnen gehen dadurch verloren und es treten neue Verbindungselemente auf, die zwar gleiche Anlage haben, je nach den Umständen sich aber verschieden entwickeln können. Diese Art der Gewebebildung spielt sich in allen Altersstufen immer wieder ab und ist nur bei erwachsenen

[1]) Wegen der bandförmigen Gestalt des Stammes von Laminaria bulbosa konnte der Durchmesser nicht wie bei den anderen Algen direkt gemessen werden, sondern es wurden die Flächen der Querschnitte auf Kreise umgerechnet und aus diesen der Durchmesser berechnet.

Pflanzen durch die nachträgliche Gestaltsveränderung der ausgewachsenen Zellen schwerer zu erkennen.

3. Die Hapteren erscheinen durch ihr Wachstum, die wechselnde morphologische Ausgestaltung, wie durch ihre bemerkenswerte Reaktionsfähigkeit ihrer Funktion besonders gut angepaßt. Die innige Verschmelzung derselben mit dem Substrat erfolgt durch Rhizoiden, die beim Keimling an der ganzen Stammbasis entwickelt sind, sich später jedoch nur noch an den jüngsten Teilen der Haftorgane bilden.

4. Andere Vertreter der Familie zeigen mit dem Aufbau von Laminaria digitata ± weit gehende Übereinstimmungen, ebenso bestehen bemerkenswerte Ähnlichkeiten mit der Histologie der Fucaceeen.

5. Laminaria digitata reagiert schnell und intensiv auf Verwundungen. Die Differenzierung in Stamm, Blatt und Hapteren, das Alter und die entsprechende Spezialisierung der Gewebe, bedingt die mannigfaltigen Unterschiede der Regenerate; außerdem ist die Richtung und die Beschaffenheit der Wunde von Einfluß.

6. Bei der Beurteilung der Blattrisse, z. B. bei Laminaria hyperborea, ist zu unterscheiden zwischen der normalen Bildung und Verheilung, welche herbeigeführt werden durch ein gesteigertes Wachstum der Außenschicht an bestimmten Stellen und der rein mechanischen Zerspaltung mit ihren charakteristischen Folgen; beide Modi greifen ineinander über. Ähnliches scheint der Fall zu sein bei anderen Laminarien.

7. Die Laminarien zeigen für bestimmte Altersstufen ein bestimmtes Bedürfnis an Licht, Wärme, Salzgehalt, Wasserwechsel usw. Mit der Änderung dieser Bedingungen stehen Unterschiede in der äußeren Ausgestaltung der verschiedenen Teile des Thallus, wie in dessen Eigenschaften, z. B. der Festigkeit, offenbar in Zusammenhang.

Zum Schlusse meiner Arbeit angelangt, ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Oltmanns, sowie Herrn Privatdozenten Dr. Kniep, die mich stets durch ihren Rat unterstützten, den gebührenden Dank auszusprechen. Nicht minder verpflichtet bin ich, dem Präsidium der »marine biological association of the united Kingdom«, das

mir mit der bewährten britischen Gastfreundschaft einen Arbeitsplatz in der Meeresstation zu Plymouth zur Verfügung stellte, besonders aber deren liebenswürdigem Direktor Dr. Allen, seinen Assistenten, Herrn Drew, und den stets gefälligen Beamten des Institus. Großen Dank weiß ich auch Herrn Professor Ives-Delage, der mir in zuvorkommender Weise die Unterstützung der Meeresstation zu Roscoff in der Bretagne beim Sammeln von Algen angedeihen ließ, wie überhaupt allen denen, die durch Beschaffung von Material diese Untersuchung ermöglichten.

Freiburg i B., Botanisches Institut der Universität.

Alphabetisches Verzeichnis der wichtigsten Literatur.

Allen and Nelson, On the artifical culture of marine Plancton organisms. Journ. of the marine biological association March. 1910. **8.**

Barber, C. A., On the structure and developement in Laminaria bulbosa. Ann. of bot. 1889—1890. **3,** 41.

Berthold, Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1882. **13,** 569. Heft 4.

—, Verteilung der Algen im Golf von Neapel. Mitt. d. zool. Station. Neapel. 1882.

Börgesen, F., Algenvegetationsbilder von den Küsten der Färöer. Karsten und Schenk, Vegetationsbilder. 1907 IV. **6.**

—, The marine Algae of the Faeröes. Botany of the Faeröes. 1907. **2,** 339—532.

Darbishire, Chondrus, Liverpool Marine biological. Com. Memoirs. IX. 1902.

Drew, Reproduction and early developement of Laminaria digitata and L. saccharina. Ann. of bot. 1910. **24.**

Foslie, Die Laminarien Norwegens. Forhandlinger i Videnskaps Selskabet. Christiania. 1884.

Goebel, Makrocystis. Pflanzenbiologische Schilderungen. 1893. S. 322.

Grabendörfer, Beiträge zur Kenntnis der Tange. Bot. Zeitg. 1885. **43,** 609.

Guignard, Observations sur l'appareil mucifère des Laminaires. Ann. sc. nat. bot. 1892. 7. sér. **15,** 1.

Humphrey, On the anatomy and developement of Agarum Turneri. Proc. amer. acad. 1886. **5,** 10.

Jolis, A. le, Examen des expèces confondues sous le nom de Laminaria digitata. Nova acta Leopold. 1856. **25,** 529.

Kjellmann, Flora of the arctic sea. Kgl. vetenskaps academ. Handl. 1883. **20.** No. 5.

—, Algen-Regionen und Formationen im östlichen Skagerak. Bihang till kgl. svenska Vetenskaps Academiens Forhandlingar. 1878. **5.**

Kuckuck, Bemerkungen zur marinen Algenvegetation Helgolands. Wissensch. Meeresuntersuchungen. Abt. Helgoland. 1894.

Küster, E., Über Vernarbungs- und Prolifikationserscheinungen bei Meeresalgen. Flora. 1899. **86,** 143.
—, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena. 1905.
Kützing, Phycologia generalis. 1843.
—, Species et ordines algarum. Leipzig. 1849.
Massart, La cicatrisation chez les végétaux. Memoires de l'academie roy. de Belgique. 1898.
Mc Millan, Observations on Lessonia. Bot. Gaz. **30,** 318.
—, Observations on Nereocystis. Bull. Torrey bot. club. 1899. **29,** 273.
—, Observations on Pterygophora. Minnesota bot. stud. 2. sér. **6,** 723.
Nordhausen, Zur Anatomie und Physiologie rankentragender Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1899. **34,** 236.
Noll, Untersuchungen der Meeresalgen im Aquarium Flora. 1892. **75,** 281.
Oliver, On the obliteration of the sieve tubes in Laminaria. Ann. of bot. 1887. **1,** 95.
Oltmanns, Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibl. botanica v. Luerssen. 1889. **14.**
—, Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. 1892. **23.**
—, Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Flora. 1895. **79,** 1.
—, Morphologie und Biologie der Algen. I. Jena. 1904, II. 1906.
Philipps, R. W., Note on Saccorhiza bulbosa and Alaria esculenta. Ann. of bot. 1896. **10,** 96.
Postels et Ruprecht, Illustrationes algarum in oceano pacifico collectarum. Petropoli. 1840.
Ramaley, Fr., Observations on Egregia Menziesii. Minnesota bot. stud. 1903. ser. 3. **1,** 1.
Reincke, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Pringsh. Jahrb. 1876. **10,** 317.
—, Atlas deutscher Meeresalgen. Kiel. 1889—1892.
—, Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Laminarien. Kiel. 1903.
Rosenthal, Zur Kenntnis von Makrocystis und Thalassiophyllum. Flora. 1890. **73,** 105.
Rosenvinge, Grönlands Hafsalger. Meddelser om Groenland. 1893. **3.**
Schrader, Observations on Alaria nana. Minnesota bot. stud. 1903. **3,** 157—165.
Setschell, L. W., On the classification and geographical distribution of the Laminariaceae. Transact. of the Conn. Academy. 1893. **11,** 333.
—, Concerning the life history of Saccorhiza dermatodea. Proc. amer. acad. 1891. **26,** 177.
—, Algae of NW.-Amerika. Univ. California Publ. Botany. 1903. **1,** 165—418.
—, Regeneration among. Kelps. Ebenda. 1905. **2.**
—, Postembryonal stages of the Laminariaceae. Ebenda. **2,** 115—138.
Stahl, Beiträge zur Biologie des Chlorophylls. Jena. 1909.
Strömfeld, Untersuchungen über die Haftorgane der Algen. Bot. Centralbl. 1887. **88,** 1.
Thuret, Recherches sur les zoospores des algues. Ann. sc. nat. bot. 1850. sér. 14. **3.**
Tobler, Bemerkungen über Saccorhiza bulbosa. Kongl norske Vidensk. Selskabs Skrifter. 1908. **6,** 1—9.
—, Regeneration an Ascophyllum. Pringsh. Jahrb. 1909. **46,** 568.
—, Fehlergrößen einiger Fixierungsmethoden und Quellung einiger Algenmembranen. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. 1909. **26,** 51.

Wildemann, E de, Sur la réparation chez quelques algues. Mem. de l'acad. roy. de Belgique. 1899. **57.**

Will, H., Zur Anatomie von Makrocystis luxurians. Bot. Zeitg. 1884. **42,** 801.

Wille, Algologiske Bidrag I—III. Christ. videnskaps selskabets Vorh. 1880. **16.**

—, Zellkern und Poren der Wände bei den Phycochromaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1883. **1,** 243—246.

—, Bidrag til algernes physiologiske anatomi. Kgl. svensk. vetensk. Acad. Handl. 1885. **21.** No. 12.

—, Beiträge zur physiologischen Anatomie der Laminarien. Univ. Festskrift til Hans Maj. Kong Oscar II. Regierungsjubilaeet. 1897.

—, Wanderung der anorganischen Nährsalze bei Laminaria. Schwendener-Festschrift. 1899. S. 321—340.

Yendo, On Eisenia and Ecklonia. Bot. magaz. Tokyo. 1902. **16,** 203—207.

—, On Hedophyllum spirale. Ebenda. 1903. **17,** 165.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff)
Rudolstadt.